Experimentelle Untersuchungen über die larvale und die imaginale Determination im Ei der Kleidermotte (*Tineola biselliella* Hum.)

INAUGURALDISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER UNIVERSITÄT BASEL

VON

Martin LÜSCHER

aus Basel.

GENF, 1944

KUNDIG

Experimentelle Untersuchungen über die larvale und die imaginale Determination im Ei der Kleidermotte (*Tineola biselliella* Hum.)

INAUGURALDISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER UNIVERSITÄT BASEL

VON

Martin LÜSCHER

aus Basel.

GENF, 1944

KUNDIG

Genehmigt von der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Geigy und Portmann.

Basel, den 29. Februar 1944.

Prof. Dr. E. Handschin,
Dekan.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Separatdruck aus *Revue suisse de Zoologie*, Bd. 51, Heft 4, Jahr 1944.

CURRICULUM VITAE

Ich, Martin Lüscher, wurde am 4. Juli 1917 in meiner Heimatstadt Basel als Sohn des Malers Jean Jacques Lüscher und seiner Gattin Adèle geb. Simonius geboren. Ich besuchte die Primarschule in Riehen, dann die unteren Klassen des humanistischen Gymnasiums und die oberen Klassen des mathematisch-naturwissenschaftlichen Gymnasiums in Basel, wo ich 1936 die Maturität bestand.

Im Frühjahr 1936 liess ich mich an der philosophischen Fakultät der Universität Basel immatrikulieren. Seit dem Frühjahr 1943 bin ich am zoologischen Institut der Universität Freiburg (Schweiz) als Assistent tätig. Ich besuchte die Vorlesungen und Übungen der folgenden Herren Professoren und Dozenten: Fichter, Geiger, Geigy, Hagenbach, Handschin, Hediger, Heitz, Miescher, Portmann, Ruggli, Rupe, Schüepp, Senn, Vischer, Verzàr und Wehrli. Es ist mir eine angenehme Pflicht, allen diesen Herren, vor allem aber Herrn Prof. Geigy, unter dessen Leitung die vorliegende Arbeit entstanden ist, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Tome 51, nº 28. — Décembre 1944.

Experimentelle Untersuchungen über die larvale und die imaginale Determination im Ei der Kleidermotte (*Tineola biselliella* Hum.)

von

Martin LÜSCHER

Basel.

Mit 126 Textabbildungen und 6 Tabellen.

INHALTSVERZEICHNIS

I. Einleitung 532

II. Material und Technik 536

III. Die Entwicklung von *Tineola biselliella* 541
a) Embryonalentwicklung 541
b) Larvenentwicklung 548
c) Metamorphose und Morphologie der Imago . . . 551

IV. Empfindlichkeit der verschiedenen Embryonalstadien gegen Ultraviolett 555

V. Beschreibung der erzeugten Defekte 564
a) Keimhautblastemstadium 565
b) Blastodermstadium 571
c) Stadium der Amnionbildung 584
d) Stadium der schiffchenförmigen Keimanlage . . . 588
e) Keimstreifstadium 592

VI. Das Anlagemuster im Ei von *Tineola* 596

VII. Diskussion der Resultate 609
a) Die Genese der Defekte nach der Bestrahlung . . . 610
b) Die Determination im Ei von *Tineola* 613

VIII. Zusammenfassung 623

IX. Literaturverzeichnis 625

I. EINLEITUNG

Mannigfache experimentelle Untersuchungen haben gezeigt, dass es bei den Insekteneiern zwei grundsätzlich verschiedene Determinationstypen gibt (Seidel 1936, Seidel, Bock und Krause 1940), einen regulativen bezw. nicht-determinativen und einen nicht-regulativen bezw. determinativen Eitypus. Zwischen diesen beiden Extremformen, die sich auch morphologisch unterscheiden, gibt es eine Reihe von Übergangsformen.

Die Eier vom regulativen Typus besitzen einen verhältnismässig kurzen Keim. Die „Richtungsorganisation" wird erst spät in der Entwicklung festgelegt, d. h. die Längsachse des Keims deckt sich ursprünglich nicht mit der Eiachse. Der Keim lagert sich häufig um und liegt oft asymmetrisch zur Eiachse. Nach Isolierung von Teilen des sich furchenden Eis tritt meist Selbstregulation ein. Hierzu werden nach den bisherigen Untersuchungen allgemein die Hemimetabolen, so die Odonaten und die Orthopteren, gerechnet.

Die Eier vom nicht-regulativen Eitypus besitzen einen Langkeim, dessen Längsachse sich mit der Eiachse deckt. Das Keimhautblastem ist viel stärker ausgebildet und kann auf der Ventralseite verdickt sein. Nach Isolierung von Teilen des sich furchenden Eis unterbleibt eine Regulation. Die Determination ist im Extremfall schon vor der Eiablage abgeschlossen, und wir sprechen dann vom Typus des Mosaikeis. Allgemein gehören zum nicht-regulativen Typus die Eier der Holometabolen, vor allem der Dipteren und Lepidopteren.

Bei den Eiern vom regulativen Typus können experimentell Zwillinge und Doppelbildungen erzeugt werden. Bei den Übergangsformen führen Ausschaltversuche in jungen Eistadien noch zu harmonischen Zwergbildungen, während bei den Eiern vom nicht-regulativen Typus nach Ausschaltversuchen die überlebenden Teile entsprechend ihrer prospektiven Bedeutung ausgebildet werden.

Experimentelle Untersuchungen von Seidel (1926—1936) an *Platycnemis (Odonata)* und (1924) an *Pyrrhocoris (Hemiptera)*, von Krause (1934) an *Tachycines (Orthoptera)*, von Du Bois (1938) an

Sialis (Megaloptera), von SCHNETTER (1934) an *Apis (Hymenoptera)*, von REITH (1931) an *Camponotus (Hymenoptera)*, von EWEST (1937) an *Tenebrio (Coleoptera)*, von HEGNER (1908 und 1911) an Chrysomeliden *(Coleoptera)*, von MASCHLANKA (1938) an *Ephestia (Lepidoptera)*, von HOWLAND und SONNENBLICK (1936) an *Drosophila (Diptera)*, von PAULI (1927) an *Calliphora (Diptera)* und von REITH (1925) an *Musca (Diptera)* haben gezeigt, dass die untersuchten Insektengruppen sich nach dem Determinationszustand ihrer Eier in folgender Reihenfolge ordnen lassen. Die Reihe geht vom extrem regulativen Typus zum extrem nicht-regulativen Eitypus:

Odonata		*Hemimetabola*
Hemiptera	regulativ	„
Orthoptera		„
Hymenoptera		„
Megaloptera	Übergang	„
Coleoptera		„
Lepidoptera	nicht-	„
Diptera	regulativ	*Holometabola*

Betrachten wir nun die einzelnen Ergebnisse der Untersuchungen über die Regulationsfähigkeit:

Bei *Platycnemis* konnte SEIDEL weitgehende Regulationsmöglichkeiten nachweisen. Durch Erhitzen mit dem Thermokauter und durch Ultraviolett-Bestrahlung konnten mannigfache Zwillings- und Doppelbildungen erzielt werden. Nach Abtrennen eines Teils des Dotters durch Schnürungen kamen auch Zwergbildungen zu Stande. SEIDEL ist es gelungen, den Determinationsvorgang im Ei von *Platycnemis* zu analysieren. Dabei entdeckte er ein sogenanntes Bildungszentrum, das im hinteren Eipol liegt, und von dem eine Wirkung ausgeht, ohne welche die Determination der Keimanlage unmöglich ist und welche ihrerseits einen andern Reaktionsort, das sogenannte Differenzierungszentrum aktiviert. Vom Differenzierungszentrum aus verbreitet sich dann ein Stoff von Zelle zu Zelle, der diese zur Bildung der Keimanlage anregt. Bildungs- und Differenzierungszentrum konnten später von den Schülern SEIDELS auch bei vielen andern Insekteneiern nachgewiesen werden.

Bei *Tachycines* erzeugte KRAUSE Zwillingsbildungen, indem er durch Anstich mit einer feinen Glasnadel das Eimaterial in zwei Teile spalten konnte.

Bei *Apis* hat SCHNETTER durch Schnürungen harmonische Verkleinerungen, sog. echte Zwerge erzielen können.

Mit der gleichen Methode gelang es auch DU BOIS, bei *Sialis* harmonische Zwerge zu erzeugen.

Bei *Tenebrio* konnte EWEST im Stadium der vollendeten Keimanlage bis zu 30% der Eilänge mittels Thermokauter abtöten, wonach der Restkeim zum Ganzen regulierte und ebenfalls eine harmonische Zwergbildung lieferte. Trotzdem müssen wir (mit SEIDEL) HEGNERS Feststellung des Mosaiktypus bei Coleopteren bestätigen, denn eine so starke Regulationsbefähigung besitzt die Keimanlage nicht von Anfang an. Durch keinerlei Ausschaltversuche war es möglich, in jüngeren Stadien die Keimanlage zu vergleichbaren Regulationsleistungen anzuregen. Es scheint also hier das Stadium der vollendeten Keimanlage, welches demjenigen der Amnionbildung der Lepidopteren entspricht, eine kritische Phase in der Entwicklung zu bedeuten. Vielleicht vollzieht sich hier ein Übergang zu endgültiger Determination.

Bei *Ephestia* konnte MASCHLANKA keine Zwergbildungen erzeugen; hingegen wurden im Keimhautblastemstadium noch geringfügige Regulationsleistungen nachgewiesen. So können die letzten zwei Abdominalsegmente nach Ausschaltung wieder ergänzt werden. Ausserdem besitzt in diesem Stadium die Kieferregion (Mandibeln, Maxillen und Labium) in sich noch die Fähigkeit zur Ganzbildung.

Werden bei den Dipteren unmittelbar nach der Eiablage Teile des Eis durch Brennung abgetötet, wie dies von REITH durchgeführt wurde, so bilden die überlebenden Teile ihre Organe entsprechend ihrer prospektiven Bedeutung aus. Das gleiche Resultat ergaben die Schnürungsversuche von PAULI. Lediglich ganz kleine Mehrleistungen konnten beobachtet werden, so etwa, dass sich der Teilembryo gegen die Wunde durch ein Hypodermisepithel abschliesst.

Bei allen diesen Untersuchungen ist die imaginale Determination unberücksichtigt geblieben. Nur für *Drosophila* wurde von GEIGY (1931 *b*) gezeigt, dass ein imaginales Determinationsgeschehen unabhängig vom lar-

valen abläuft. Geigy ist es gelungen, durch Totalbestrahlung der Eier mit Ultraviolett rein imaginale Defekte, Unterdrückungen und Mehrleistungen zu erzeugen. Damit war erstmals der experimentelle Beweis für die Existenz spezifisch imaginaler Anlagen in jungen Embryonalstadien eines holometabolen Insekts erbracht. Geigy unterscheidet ein frühzeitiges larvales Determinationsgeschehen, das schon vor der Eiablage seinen Abschluss findet und ein späteres imaginales Determinationsgeschehen, das in jungen Keimstreifstadien (Mitte der zweiten Entwicklungsperiode) abläuft.

Die vorliegende Arbeit soll nun untersuchen, ob diese Doppelspurigkeit im Determinationsgeschehen auch bei einem andern Insekt mit holometaboler Entwicklung, bei der Kleidermotte *Tineola*, besteht. Nach den oben erwähnten Untersuchungen über die larvale Determination gehören die Lepidoptereneier dem nichtregulativen Typus an. Hingegen wurde schon von Maschlanka (1938) neben der Isopotenz der Furchungskerne eine gewisse Regulationsfähigkeit der letzten Abdominalsegmente und der Kieferregion im Keimhautblastemstadium nachgewiesen. Über die imaginale Determination der Schmetterlinge liegen Untersuchungen von Bodenstein (1935–1941) vor. Nach ihm wird die Determination der Flügel in Embryonalstadien abgeschlossen, während diejenige der Beine erst in Raupenstadien erfolgt, nämlich in Qualität Vorder-Hinterbein in sehr jungen, in Qualität Femur-Tibia-Tarsus aber erst in den letzten Raupenstadien.

Es soll nun durch ultraviolette Eibestrahlung bei *Tineola* der Versuch gemacht werden,

1. die larvale Determination genauer zu erforschen;
2. rein imaginale Anlagen im Ei nachzuweisen;
3. wenn dies gelingen sollte, nähere Aufschlüsse über die imaginale Determination zu erhalten;
4. auf Grund der durch lokalisierte Bestrahlung zu erzielenden Defekte ein Anlagemuster im Ei zu rekonstruieren;
5. auf Grund der Resultate die Stellung der Lepidopteren in der nach dem Determinationszustand der Eier aufgestellten Ordnung der verschiedenen Insekten zu untersuchen.

II. MATERIAL UND TECHNIK

Die Kleidermotte *(Tineola biselliella)* eignet sich ihrer Anspruchslosigkeit wegen vorzüglich als Laboratoriumstier. Die Zucht derselben fusst auf den Erfahrungen, die GEIGY und ZINKERNAGEL (1940) bei der Ausarbeitung einer technischen Grosszucht gemacht haben. Von dort wurde mir bereitwilligst Material und die zur Aufzucht verwendete besonders behandelte Zuchtwolle zur Verfügung gestellt, wofür ich an dieser Stelle Herrn Dr. ZINKERNAGEL bestens danken möchte. Bei der Optimaltemperatur von 24° im Thermostat beträgt die Entwicklungsdauer von *Tineola* durchschnittlich 3 Monate; sie ist jedoch grossen Schwankungen unterworfen und kann in Extremfällen 6 Wochen bis 9 Monate betragen. Diese letzteren, ausserordentlich langen Entwicklungszeiten sind meist auf eine Infektion mit *Nosema*-Sporen zurückzuführen (vergl. LOTMAR 1940).

E i a b l a g e . — Für vorliegende Untersuchungen war es besonders erwünscht, möglichst viele gleichaltrige Eier zu erhalten. Dies wurde folgendermassen erreicht: etwa 400 Schmetterlinge beiden Geschlechts wurden in ein ½-Liter-Einmachglas gebracht, und dieses wurde mit Cellophan trocken zugebunden. Bis zur Ablage habe ich die Schmetterlinge auf diese Weise bei Zimmertemperatur und bei Tageslicht darin belassen. Zur Ablage wurden dann 5—6 farbige, etwa 2×3 cm grosse Gabardine-Wollstücke in das Glas gebracht, und das Ganze in den Thermostat bei ca. 24° Temperatur in Dunkelheit gestellt. Nach 30 Minuten wurden die Wollstücke gewechselt und die inzwischen darauf abgelegten Eier mit einem sehr feinen, kurzhaarigen Pinselchen herausgelöst. Auf diese Weise können in Zeit von 30 Minuten 50—100 Eier gewonnen werden. Die Ablage kann drei- bis viermal nacheinander wiederholt werden; dann jedoch sinkt die Eizahl stark herab, und die Tiere müssen vor erneuter Ablage wieder etwa 8—12 Stunden ohne Wollsubstrat in Zimmertemperatur dem Licht ausgesetzt werden. Frisch geschlüpfte Schmetterlinge können 3—4 Tage zur Eiablage verwendet werden, in welcher Zeit sich 20—30 Gelege von je 50—100 Eiern erzielen lassen. Es zeigt sich, dass die so erhaltenen Eier ziemlich gleichaltrig sind. Die ersten Entwicklungsstadien bis zum Stadium der schiffchenförmigen Keimanlage werden fast parallel durchlaufen. Später macht sich ein starkes Variieren der Entwicklungsgeschwindigkeit, auch bei gleichbleibenden Bedingungen, geltend. Der Zeitpunkt des Schlüpfens kann um 48 Stunden variieren, was für eine Entwicklungszeit von nur 10 Tagen etwa 20% ausmacht.

B e s t r a h l u n g . — Sämtliche Versuche wurden mit einer Kleinhöhensonne „Hanau A 150" mit I.G.-Phosphatglasbrenner durchgeführt. Diese Lampe hat 25% der Strahlungsintensität im Gebiet des Ultraviolett von 280—400 mμ Wellenlänge, wobei auf das sog. DORNO-Ultraviolett, das zwischen 280 und 300 mμ liegt und das biologisch besonders

wirksam sein soll, etwa ein Drittel bis ein Viertel dieser ultravioletten Strahlen fallen (Seitz 1938/39). Zur Aufnahme der Eier wurde der von Geigy (1931 *a*) konstruierte und eingehend beschriebene Apparat benützt. Bei diesem Apparat werden mittels eines Zahnrades in einer Wachsplatte Vertiefungen entsprechender Grösse angebracht, in die die Eier zu liegen kommen. Der Lampenabstand wurde konstant auf 20 cm, die Temperatur mit Hilfe eines Ventilators konstant auf 23—24° gehalten. Die Bestrahlungsdauer betrug für Totalbestrahlungen ½—2 Minuten, was einer etwa ½mal so starken Dosis entspricht, als sie Geigy (1931 *b*) für die entsprechenden *Drosophila*-Experimente anwandte. Die Eier von *Drosophila* sind also gegen Ultraviolett widerstandsfähiger. Die Vertiefungen, die der Schlitten von Geigy's Apparat in der Wachsfläche hinterliess, waren für Motteneier etwas zu kurz und wurden deshalb nach einer Seite mit einer Nadel erweitert.

Grosse Schwierigkeiten machte die Orientierung der Eier, da sie äusserlich gar keine sicheren Anhaltspunkte aufweisen und in ihrer äusseren Form sehr variabel sind. Bei einzelnen Eiern (ca. 40%) erkennt man jedoch deutlich einen stumpferen und einen spitzeren Pol. In diesen Fällen kann man mit ziemlicher (98%-iger) Sicherheit annehmen, dass der stumpfe Pol vorne ist. Es wurden deshalb zur Bestrahlung nur die Eier verwendet, die deutlich Vorder- und Hinterpol unterscheiden liessen. Schwieriger als die Ermittlung des Poles gestaltete sich die Feststellung der zu bestrahlenden Seite, d. h. der Ventral-, Dorsal- und Lateralfläche der Eier. Die bestrahlte Seite konnte überhaupt erst nach der Bestrahlung, und zwar rückschliessend durch Vormarkierung, ermittelt werden. Die bestrahlte Seite wurde gleich nach der Bestrahlung durch Betupfen mit einem ganz feinen Pinselchen mit Tusche gekennzeichnet. Im Alter von 72 Stunden nach der Eiablage war es nun möglich, im durchfallenden Lichte, unter Wasser (oder besser in 40%-igem Alkohol, da die Eier in ihm besser untersinken, und durch ihn in keiner Weise geschädigt werden) die Umrisse des Keimstreifs zu erkennen. Dann liess sich rückschliessend feststellen, auf welcher Seite das Ei bestrahlt worden war. Gleichzeitig wurde auch kontrolliert, ob der mutmassliche Vorderpol wirklich vorn war, was dadurch erleichtert wurde, dass die Tuschmarke nach der Bestrahlung auf die vermutlich hintere Eihälfte gesetzt worden war. Ausserdem wurde nun noch von jedem Ei mittels des Okularmikrometers im Binokular die Länge gemessen, aus Gründen, auf die wir weiter unten noch zurückkommen werden.

Bei der Bezeichnung der bestrahlten Seite wurde so vorgegangen, dass der ganze Umfang des Eis in 12 Teile eingeteilt wurde, wie dies aus dem in Abbildung 1*a* dargestellten Schema eines Querschnitts durch ein Ei ersichtlich ist. Einfach sind die Bezeichnungen dorsal, ventral, rechts und links zu verstehen. Liegt jedoch die der UV-Lichtquelle am meisten zugekehrte Fläche beispielsweise zwischen rechts und ventral, so heisst die Bezeichnung entweder rechts-ventral oder ventral-rechts, je nachdem die Fläche mehr nach der rechten oder nach der ventralen Seite zu liegt.

Für zonenweise Bestrahlungen bestimmter, zwischen den Polen ge-

legener, dorsaler, ventraler oder lateraler Eiabschnitte, wurde ein Spalt von 0,06 mm Breite verwendet. Dieser wurde durch Entzweischneiden eines gewöhnlichen, mikroskopischen Deckglases erhalten. Eine Reihe von Versuchen hat gezeigt, dass das Deckglas praktisch für Ultraviolettstrahlen undurchlässig ist, indem die Eier durch das Deckglas mit einer 20-fachen Letaldosis bestrahlt werden können, ohne dadurch irgendwie geschädigt zu werden. Nach dem Schneiden mit dem Diamant wurden die beiden Deckglashälften, mit den Schnittflächen gegeneinander, so nahe als möglich aneinander geschoben und durch Glasbrücken mittels Kanadabalsam fixiert. In Abbildung 1*b* ist zu erkennen, wie dies durchgeführt wurde, und wie sodann die ganze Einrichtung an dem mit einer Mikrometerschraube regulierbaren Schirm des Geigy'schen Apparates angebracht wurde.

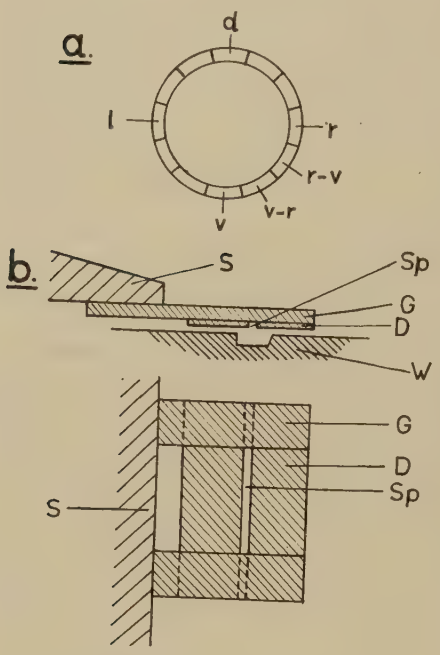


Abb. 1.

Zur Bestrahlungstechnik: *a*) Schematischer Querschnitt durch ein Ei. *d* = dorsal, *v* = ventral, *l* = links, *r* = rechts, *r–v* = rechts-ventral, *v–r* = ventral-rechts. — *b*) Darstellung des Abschirmapparates im Schnitt und von oben. S = Schirm, Sp = Spalt, G = Glasbrücke, D = Deckglas, W = Wachsplatte mit der zur Aufnahme des Eies bestimmten Vertiefung.

Der Spalt konnte nun in gleicher Weise quer über 10 der Vertiefungen in der Wachsfläche gelegt werden. Die Abb. 2 veranschaulicht, wie die Eier unter dem Spalt orientiert worden sind. Die linke Wand aller 10 Grübchen war dem Spalt genau parallel. Nun wurden die Eier so in die Grübchen gelegt, dass der stumpfere Vorderpol die linke Wand der Vertiefung unter allen Umständen berühren musste. Sodann wurde der Spalt unter dem Binokular mit Hilfe des Okularmikrometers in die gewünschte Lage geschoben, nachdem der Nullpunkt des Okularmikrometers mit der linken Wand des Grübchens in Übereinstimmung gebracht worden war. In Abb. 2 ist oben das Okularmikrometer dargestellt. Der Spalt liegt in diesem Falle bei Teilstrich 8–10 (er ist genau 2 Teilstriche breit) bei einer Eilänge von 21 Teilstrichen, wie sie dem Durchschnitt entspricht. Da nun aber die Eilänge sehr stark variiert, von 17½ bis 23 Teilstrichen, d. h. von 0,52 bis 0,69 mm, so lag für eine gleich bestrahl-

te Serie der Spalt relativ zur Eilänge für jedes Ei an einer andern Stelle. Es war deshalb erforderlich, für jedes Ei die Länge zu messen, was, wie schon oben erwähnt, bei der Unter-Wasser-Untersuchung durchgeführt wurde. Aus diesen Messungen liess sich nun nachträglich ohne weiteres individuell, für jedes Ei die genaue Lage der Bestrahlungszone relativ zur Eilänge, und zwar in Prozenten ausgedrückt, berechnen. Hierbei wurde, wie dies in der SEIDEL'schen Schule üblich ist (vergl. SEIDEL 1940, KRAUSE 1939), der Hinterpol mit 0%, der Vorderpol mit 100% benannt. Demnach liegt die Bestrahlungszone in dem Beispiel der Abb. 2 (Teilstrich 8–10 von vorne bei einer Eilänge von 21 Teilstrichen) bei 52,3 bis

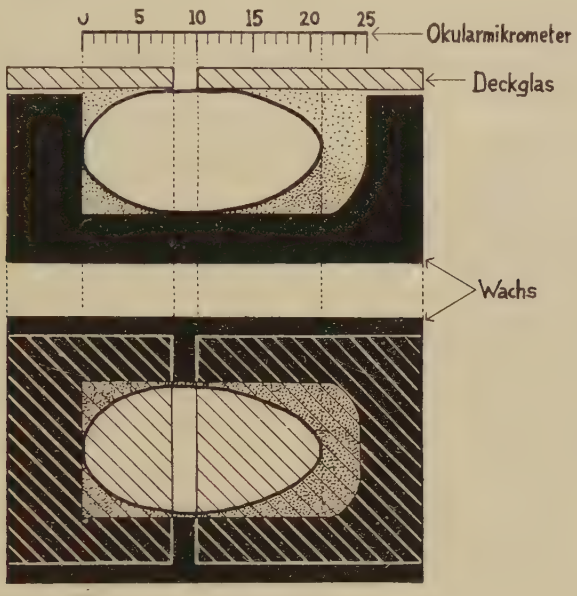


ABB. 2.

Zur Bestrahlungstechnik. Ansicht eines Eis in seiner Wachsvertiefung von der Seite und von oben. Der Spalt im Deckglas hat eine Breite von zwei Unterteilungen des Okularmikrometers. In unserem Falle liegt er bei Teilstrich 8–10 von vorne bei einem 21 Teilstriche langen Ei. Wenn wir nun den Hinterpol mit 0%, den Vorderpol mit 100% bezeichnen, so liegt der Spalt bei %-Teilstrich 52,5–62.

61,9% (~ 52,5–62%), vom Hinterpol an gemessen und die ganze Eilänge zu 100% angenommen.

Aufzucht. — Nach der Unter-Wasser-Untersuchung wurden die Eier auf Zuchtwolle-Stückchen in Präparatengläschen von der Grösse 15/50 mm mit Korkverschluss gebracht und genau bezeichnet. In diesen Gläschen blieben die Raupen dann während der ganzen Aufzucht bei einer konstanten Temperatur von 24° C. Kurz nach dem Schlüpfen

wurden die Raupen bei ca. 100-facher Vergrösserung unter dem Binokular auf etwaige, durch die Bestrahlung hervorgerufene, Defekte hin untersucht. Hierbei galt besondere Beachtung der Kotabgabe und dem Köcherbau. Sodann wurden die Raupen alle 8 Tage auf ihren allgemeinen Zustand hin geprüft, bis sie ca. 4½ Wochen nach dem Schlüpfen aus dem Ei, d. h. kurz bevor sich die ersten unter ihnen verpuppten, einer zweiten, genauen Kontrolle unterzogen wurden. Alle 8 Tage wurde dann wieder kontrolliert, sodass keine Puppe der Beobachtung entgehen konnte, da die Puppenruhe mindestens 9, meistens aber 10 oder 11 Tage beträgt. Die Puppen wurden aus ihrem Köcher herauspräpariert, was für die Weiterzucht nicht nachteilig ist, und ebenfalls genau untersucht; denn in den meisten Fällen sind Imaginaldefekte schon an ihnen zu erkennen.

Die geschlüpften Imagines wurden zur Untersuchung mit Aether betäubt, und die abnormen Tiere in betäubtem Zustand in 80%-igen Alkohol gebracht. Die Zeichnungen der Imagines wurden, wenn immer möglich, angefertigt, bevor diese in den Alkohol kamen, da sie später leicht die Schuppen verlieren. Das Photographieren der abnormen Raupen und Schmetterlinge erwies sich wegen der benötigten, grossen Tiefenschärfe als sehr schwierig und im Resultat unbefriedigend. Deshalb wurden die meisten Fälle in Zeichnungen festgehalten.

Histologische Technik. — Die Fixierung der Eier und der kleinen Räupchen erfolgte durch Überschütten mit heissem Petrunkewitsch (ca. 50°). Pikrinsäuregemische durchdringen das Chorion nicht, und die Entwicklung geht ungehindert weiter. In Petrunkewitsch aber müssen die Eier von *Tineola* nicht angestochen werden; denn die Flüssigkeit dringt ziemlich rasch ein, und durch die Wärme werden die Eier sofort abgetötet. Auch das Chorion von *Ephestia* lässt (nach Maschlanka 1938) das Petrunkewitsch-Gemisch leicht eindringen, während das Chorion von *Drosophila* vollkommen undurchlässig ist. Es scheint hier ein genereller Unterschied zwischen der Beschaffenheit des Chorions von *Ephestia* und *Tineola* einerseits, und von *Drosophila* andrerseits, zu bestehen. Wie später noch dargelegt werden soll, scheint das Chorion von *Drosophila* auch für Ultraviolettstrahlen weniger durchlässig zu sein.

Nach 12–24-stündigem Fixieren kommen die Eier in 80%-igen Alkohol, in dem sie nun angestochen werden müssen, da sonst der Alkohol nicht eindringt, und die Eier stark schrumpfen. Da sie jetzt durch das Fixieren hart geworden sind, gelingt das Anstechen mit einer geschliffenen Nadel sehr leicht. Vor dem Einbetten wurden die Eier und Embryonen meist in alkoholischer Boraxcarminlösung angefärbt, was das Orientieren der kleinen Objekte im Paraffin erleichtert. Eingebettet wurde über Dioxan oder Xylol in Paraffin und orientiert unter der Präparierlupe. Die Schnittdicke betrug meist 8 μ. Als Färbung wurde Delafield's Hämatoxylin, meist ohne Gegenfärbung, verwendet.

III. DIE ENTWICKLUNG VON *TINEOLA BISELLIELLA*

Voraussetzung für die Durchführung entwicklungsphysiologischer Untersuchungen, und auch zum Verständnis meiner Experimente, ist die Kenntnis der embryonalen und postembryonalen Entwicklung, sowie der äusseren Erscheinung der Adultform.

a) Embryonalentwicklung.

Das Ei hat eine ovale bis elliptische Gestalt, ist aber meist in Form und Grösse sehr unregelmässig, wie dies schon Titschack (1922) festgestellt hat. Oft ist die Unregelmässigkeit der Eioberfläche durch das Substrat, das die Eier bei der Ablage aufgenommen hat, bedingt. Die Eier können infolge Einklemmung zwischen Wollfasern ziemlich tiefe, seitliche Einkerbungen, ja sogar geringe Knickungen aufweisen, durch die die Entwicklung aber in keiner Weise beeinträchtigt wird. Wie schon im letzten Kapitel angeführt, weisen die Eier in manchen Fällen einen stumpferen und einen spitzeren Pol auf, wobei dann meist der stumpfe Pol vorne ist.

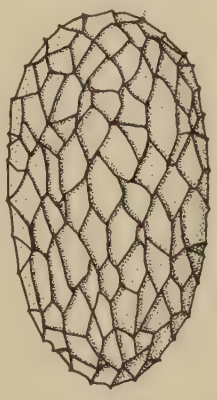


Abb. 3.
Eistruktur von *Tineola*.

Die Oberfläche des Eies ist weiss, opalisierend und zeigt unregelmässige Vertiefungen (vergl. Abb. 3), sodass sie nach Titschack (1922) an das Aussehen einer Morchel erinnert. Dieser Vergleich ist jedoch irreführend, da die Vertiefungen lange nicht so ausgeprägt sind wie diejenigen einer Morchel (vergl. Abb. 5). Das ganze Chorion ist überzogen mit unregelmässigen Leisten (Abb. 3), die jedoch im Schnitt keine Verdickungen, sondern nur Ausbuchtungen des Chorions darstellen (Abb. 5). Diese Strukturen des Chorions sind wahrscheinlich, wie auch bei andern Insekteneiern, als Negativ der Follikelzellen aufzufassen. Die Mikropyle konnte am lebenden Ei nicht beobachtet werden; auch am fixierten Ei ist sie nur selten erkennbar. Sie ist sehr ähnlich wie diejenige von *Plodia*

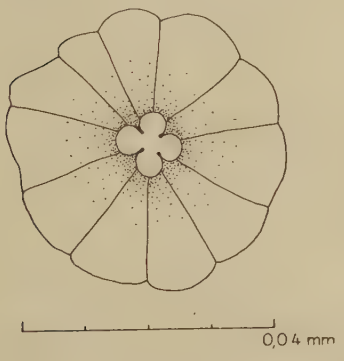


Abb. 4.
Mikropyle des *Tineola*-Eis.

(vergl. Müller 1938) und besteht aus einer kreuzblumenförmigen Öffnung, die umgeben ist von einer aus 8–10 Dreiecksfeldern bestehenden Rosette (Abb. 4). Der ganze Mikropylenapparat misst etwa 0,04 mm im Durchmesser, was ungefähr ein Sechstel bis ein Siebentel des Eidurchmessers ausmacht. Abb. 4 zeigt die Mikropyle in einer Aufsicht vom Pol her. Ob sie in einer Vertiefung oder auf den Chorionleisten, etwa an einer Verzweigungsstelle derselben, liegt, konnte nicht festgestellt werden.

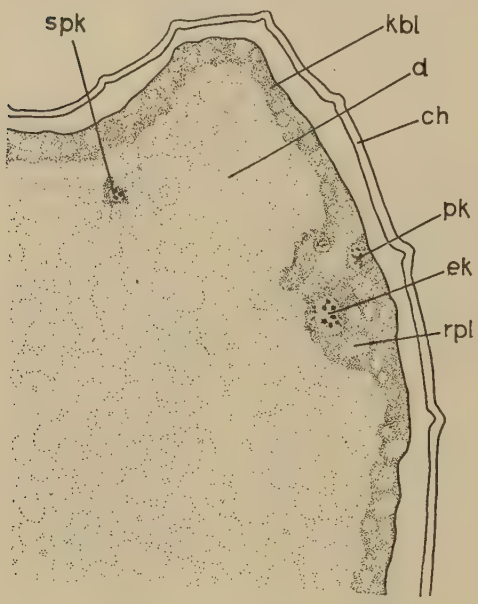


Abb. 5.

Schnitt durch ein Ei im Alter von 2 Stunden zur Zeit der zweiten Reifeteilung. *ch* = Chorion mit den vorstehenden Leisten im Schnitt, *kbl* = Keimhautblastem, *d* = Dotter, *rpl* = Richtungsplasma, *ek* = Eikern in Teilung, *pk* = erster Richtungskörper, *spk* = in den Dotter eingewanderter Spermakern.

Die Entwicklung verläuft bei *Tineola* im Ganzen ähnlich wie bei *Ephestia* (Sehl 1931, Maschlanka 1938). Anders ist hauptsächlich die zeitliche Aufeinanderfolge der verschiedenen Entwicklungsphasen was aus der Zeittafel der Normalentwicklung zu entnehmen ist.

Zur Zeit der Ablage befindet sich der Eikern etwa in der ersten Reifeteilung, welche im Richtungsplasma erfolgt. Dieses liegt (Abb. 5 und 6) als spindelförmige Verdickung des Keimhautblastems in der vorderen Eihälfte durchschnittlich bei %-Teilstrich 64,7–82,8, doch kann seine Lage ziemlich verschieden sein, wie die Zahlen für vier Messungen zeigen:

a) 51–76%-Teilstrich
b) 60–81%- »
c) 74–85%- »
d) 74–89%- »

Nach Maschlanka ist die Lage des Richtungsplasmas bei *Ephestia* nicht an eine bestimmte Eiseite gebunden. Ob dies für *Tineola* auch zutrifft, liess sich einstweilen nicht feststellen, da hier das Keimhautblastem auf alle Seiten gleichmässig verteilt ist und nicht, wie bei *Ephestia*, im Laufe der Entwicklung auf der Ventralseite verdickt wird. Im Alter von 2 Stunden erfolgt die zweite Reifeteilung im Richtungsplasma (Abb. 5) und kurz darauf, nachdem sich der Eikern in den Dotter begeben hat, die Befruchtung, die allerdings nicht beobachtet werden

konnte. Wie bei den meisten Insekten kommt bei *Tineola* wohl stets Polyspermie vor, wobei nur ein Spermakern, vermutlich der zunächst liegende, sich in den Vorkern verwandelt und, von einem Plasmahof umgeben, in den Dotter einwandert (vergl. Abb. 5). Die überzähligen Spermakerne liegen in einer Ausweitung des Keimhautblastems am Vorderpol, wo sie langsam degenerieren und resorbiert werden (vergl. Abb. 6). Im Alter von $2\,^3/_4$ Stunden erfolgt die erste Furchungsteilung (Abb. 6) und im Alter von $3\,^1/_4$ Stunden ist bereits das 8-Kernstadium erreicht. Sodann breitet sich die Kernsphäre, die sich bis anhin nur in der vorderen Eihälfte um das Furchungszentrum, das ungefähr bei %-Teilstrich 70 liegt, befand, nach hinten und allseitig gegen das Keimhautblastem zu aus. Im Alter von 8–$8\frac{1}{2}$ Stunden erreichen die ersten Kerne das Keimhautblastem. Inzwischen ist das Richtungsplasma mit den darin enthaltenen Polkörpern (Richtungskörpern) ebenso wie die degenerierenden Spermakerne vollständig verschwunden. Auf Abb. 8 ist deutlich zu erkennen, dass die Furchungskerne das Keimhautblastem zuerst auf der einen Seite erreichen. Bei *Ephestia* (Sehl 1931) erreichen sie es zuerst auf der Ventralseite. Wahrscheinlich trifft dies auch für *Tineola* zu, doch konnte es nicht festgestellt werden. Im Alter von 10 Stunden ist die ganze Oberfläche von grossen Blastodermzellen, die sich noch blasenförmig gegen den Dotter ausbuchten, durchsetzt, doch sind in diesem Stadium, im Gegensatz zu *Ephestia* (Maschlanka 1938), keine Zellgrenzen zu erkennen. Nun setzen lebhafte Kernteilungen in tangentialer Richtung ein, bis das kleinzellige Blastoderm verwirklicht ist, in dem deutliche Zellgrenzen zu erkennen sind. Die Sonderung von

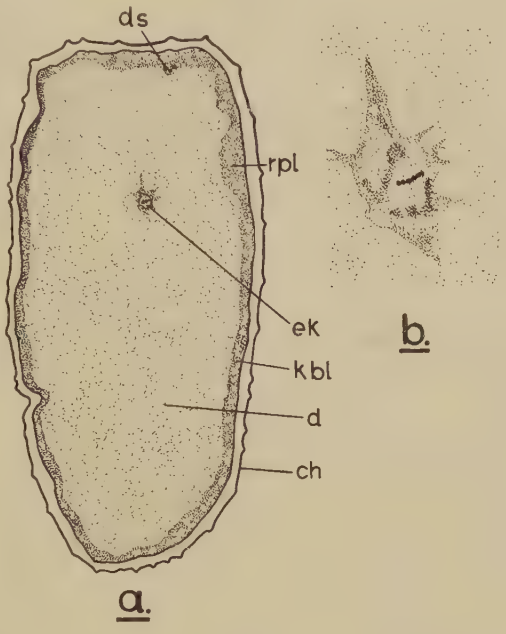


Abb. 6.

Schnitt durch ein Ei im Alter von etwa $2\,^3/_4$ Stunden zur Zeit der ersten Furchungsteilung: *a*) Übersichtsbild. *b*) Der Eikern in Teilung mit der Teilungsspindel. *ch* = Chorion, *d* = Dotter, *kbl* = Keimhautblastem, *rpl* = Richtungsplasma, das bereits abgebaut wird, *ek* = erster Furchungskern in Teilung, *ds* = degenerierende überzählige Spermakerne.

ZEITTAFEL DER NORMALE

Charakteristik der einzelnen Phasen (Ephestia und Tineola)	Erste Reifeteilung	Zweite Reifeteilung und Befruchtung	Erste Furchungsteilungen. Kerne in der vorderen Eihälfte.	Wanderung der Kerne nach hinten.	Ausbreitung der Kernsphäre. Wanderung der Kerne an die Oberfläche. Vitellophagenbildung.	Einwandern der Kerne ins Keimhautblastem, zuerst auf der Ventralseite ?	Grosszelliges Blastoderm ohne sichtbare Zellgrenzen	Kleinzelliges Blastoderm mit Zellgrenzen.	Sonderung von embryonalem und extraembryonalem Blastoderm. Amnionbildung
Besonders markante Stadien (*Ephestia* und *Tineola*)		Keimhautblastem				Blastoderm			
Stunden nach der Eiablage für *Tineola* bei 24° C.	0	2½	4	5½	8	9	11	14	
Stunden nach der Eiablage für *Ephestia* bei 24° C.	0			3½	5	6	7½	9	
Abbildungen für *Tineola*		4	5		6, 35	7	36	37	38
Abbildungen bei MASCHLANKA (1938) für *Ephestia*					1				2, 3,
Abbildungen bei SEHL (1931) für *Ephestia*		3, 4			12, 13			18	22

CKLUNG VON *TINEOLA*

urück-ehen der orderen und interen Ränder n den Dotter. ıseinan-rweichen der orsalen Ränder.	Einwandern von Dotter zwischen Amnion und Serosa an den Polen. Bildung der Kopflappenbucht. Auswachsen der Kopflappen.	Konzentrierung der Keimanlage auf der Ventralseite. Längenwachstum. Mesodermbildung.	Beginnende Segmentierung.	Vollendete Segmentierung. Bildung von Stomodaeum und Proctodaeum.	Sonderung der Organsysteme. Auswachsen der Beine zu Zäpfchen.	Bildung der Mitteldarmanlage. Entodermaler Rückenschluss.	Histologische Differenzierung. Mesodermaler, dann auch ectodermaler Rückenschluss.	Umrollung des Embryo (Blastokinese).		Schlüpfen des Räupchens.
Vollendete Keimanlage		Schiffchenförm. Keimanlage	Vollendeter Keimstreif						Stad. d. vollendet. Ventr.. krüm.	
18		24	28	36	42	60	72	96	100	144	180
12		14		18	24	36		60	72	84	144
9, 40	8, 41	42		9	10				11		
5, 6		7		8	9	10					
		23, 24		29 *b* 31 *a-c* 33, 34		37, 42		29*d*, *e*	29*f*, 41	40	

Abb. 7.

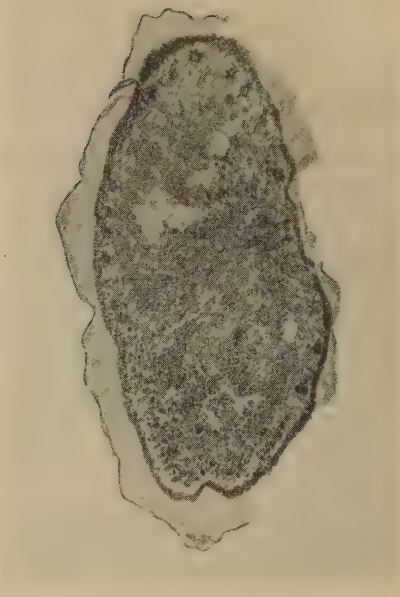


Abb. 8.

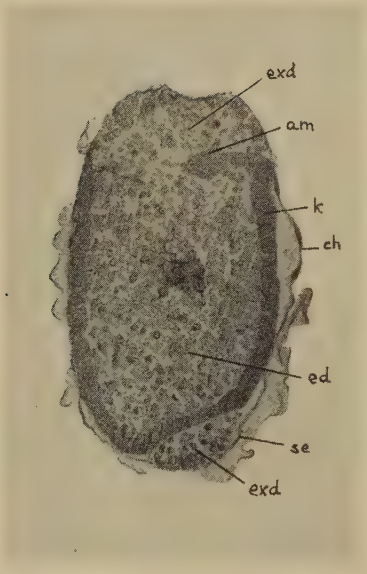


Abb. 9.

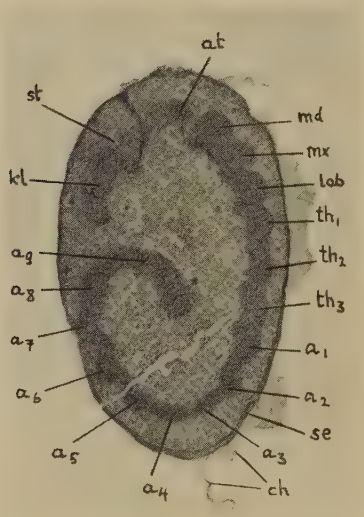


Abb. 10.

Abb. 7. — Schnitt durch ein Ei im Alter von 7 Stunden nach der Ablage. Keimhautblastemstadium kurz vor dem Einwandern der Kerne, die hier fast alle am Rande einer Kernsphäre liegen, ins Blastem.

Abb. 8. — Ei im Alter von 8½ Stunden. Stadium des Einwanderns der Kerne ins Keimhautblastem, der Blastodermbildung. Die Kerne wandern zuerst auf der linken Seite ein, welche möglicherweise die Ventralseite ist.

ABB. 11.

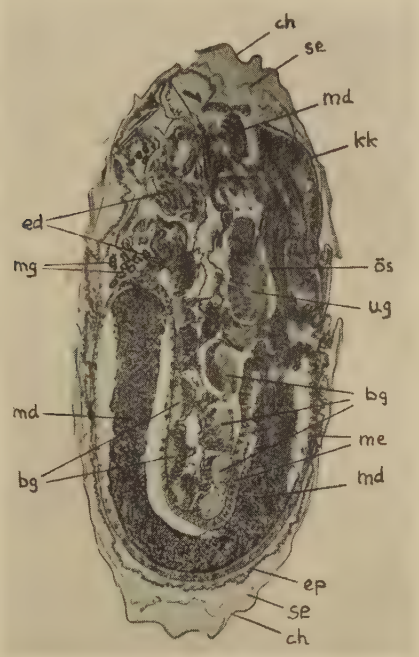


ABB. 12.

ABB. 9. — Schnitt durch ein Ei im Alter von 21 Stunden. Einwandern von Dotter zwischen Amnion und Serosa an den Polen. Bildung der schiffchenförmigen Kiemanlage. *k* = Keimanlage, *am* = Amnion, *se* = Serosa, *ch* = Chorion, *ed* = embryonaler Dotter, *exd* = extraembryonaler Dotter.

ABB. 10. — Ei im Alter von 32 Stunden. Keimstreifstadium während der Segmentierung. Abdomen dorsalwärts zweimal umgebogen. Beginn der Einbuchtung des Stomodaeums. *ch* = Chorion, *se* = Serosa, *kl* = Kopflappen, *st* = Einbuchtung des Stomodaeums, *at md mx lab* = Anlagen von Antenne, Mandibel, Maxille und Labium. Es folgen die drei Thoraxsegmente th_{1-3} und die 9 Abdominalsegmente a_{1-9}.

ABB. 11. — Frontalschnitt durch ein Ei im Alter von 48 Stunden nach der Ablage. Die Thoraxbeine sind als Zäpfchen ausgebildet: th_{1-3}.

ABB. 12. — Ei im Alter von 162 Stunden mit schlüpfreifer Raupe. *ch* = Chorion, *se* = Serosa, *ep* = Raupenepidermis, *md* = Mandibel, *kk* = Kopfkapsel, *ös* = Oesophag, *md* = Mitteldarm, noch mit Dotter angefüllt, *me* = Mitteldarmepithel, *ed* = Enddarm, *mg* = Malpighi'sche Gefässe, *ug* = mächtig entwickeltes Unterschlundganglion, *bg* = Ganglien des Bauchmarks.

embryonalem und extra-embryonalem Blastoderm, sowie die Bildung der embryonalen Hüllen Amnion und Serosa, gehen in der gleichen Weise vor sich, wie sie Maschlanka 1938 sehr genau für *Ephestia* beschrieben hat. Auch die nun folgende Entwicklung entspricht ganz derjenigen von *Ephestia*, sodass sich eine genaue Beschreibung erübrigt. Der Keimstreif wächst nicht so stark in die Länge wie bei *Ephestia*, sodass das Hinterende bei maximaler Ausdehnung niemals dreimal, sondern höchstens zweimal dorsalwärts umgelegt wird (vergl. Sehl 1931, Abb. 31). Auch zeigt der fertig ausgebildete Embryo vor dem Schlüpfen nur e i n e Ventralkrümmung (vergl. Abb. 12) gegenüber z w e i bei *Ephestia* (vergl. Sehl 1931, Abb. 29 *f* und 40). Nach der Umrollung (Blastokinese) liegen Kopf- und Hinterende des Embryos im vorderen Eipol. Bei den im Wollgewebe steckenden Eiern sieht man dann von oben stets die Kopfkapsel der jungen Raupe durchschimmern. Zum Schlüpfen frisst die Raupe am Vorderpol ein kreisrundes, in der Grösse etwa dem Durchmesser der Kopfkapsel entsprechendes Loch in das Chorion. Nach dem Schlüpfen fressen die jungen Räupchen, sofern ihnen noch kein Futter dargeboten worden ist, an der Eischale weiter, oder sie knabbern andere, noch nicht fertig entwickelte Eier an.

b) Larvenentwicklung.

Morphologie und Entwicklung der Raupe sind von Titschack 1922 eingehend beschrieben worden. Die nachfolgende Schilderung soll sich deshalb auf das beschränken, was für die Beurteilung der durch die Bestrahlung hervorgerufenen Defekte erforderlich ist.

Die frisch geschlüpften Räupchen sind etwa 1–1,5 mm lang. Die Breite der Kopfkapsel beträgt etwa 0,23 mm. Abb. 13 zeigt eine schematische Darstellung einer Raupe in ventraler, lateraler und dorsaler Ansicht. Die Borsten wurden in dieser Zeichnung absichtlich weggelassen, da sie für die Beurteilung von Defekten an frisch geschlüpften Räupchen aus praktischen Gründen nicht mitberücksichtigt werden konnten. Abb. 14 zeigt den Kopf der Raupe in dorsaler und ventraler Ansicht. Die ganze Kopfkapsel ist, im Gegensatz zum übrigen Körper, stark chitinisiert und erscheint deshalb braun gefärbt. In der Ventralansicht ist beiderseits eine etwas dunklere Stelle zu erkennen, deren Bedeutung unbekannt ist. Die Augen fehlen ganz. Besonders stark chitinisiert und dunkel gefärbt sind die Mandibeln, weshalb sie in der Zeichnung schwarz hervorgehoben worden sind. Von der Oberseite erkennt man deutlich die Oberlippe (Labrum), die Antennen und den vorderen Rand der Mandibeln, sowie in vorgestrecktem Zustand die Spitzen der Maxillen und die zu einem Spinnfortsatz umgebildeten Glossae der Unterlippe (Labium). Von der Unterseite ist die Lage der Mundgliedmassen besser zu erkennen. Die Maxillen liegen vor den dunkel gefärbten Mandibeln, und dazwischen liegt das Labium mit dem Spinnfortsatz und den beiden Labialpalpen. Bei Titschack 1922 sind Antenne und Mundgliedmassen

einzeln etwas genauer dargestellt. Die kurze Antenne trägt ein langes, schlankes Haar und verschiedene kolbenförmige Organe, die wohl als Sinneskegel aufzufassen sind. Das Labrum ist ein dünnes Chitinhäutchen, das aussen mit Borsten, innen mit feinen Zähnchen besetzt ist. Die Mandibel ist sehr kräftig ausgebildet und trägt an der scharfen Schneide 5 Zacken, die auf der Innenfläche in Rippen auslaufen. Auf der rostralen Kante stehen zwei Haare. Die Maxille, die im Ganzen typisch gebaut ist, trägt ebenfalls zwei Haare und auf den Lobi sowie auf den Palpen verschiedene, wohl als Sinneskegel zu deutende Organe. Die Lobi

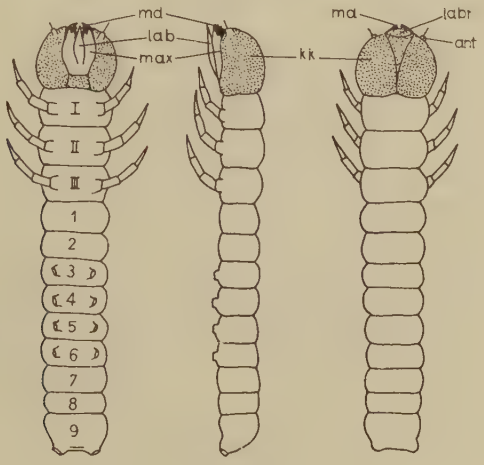


Abb. 13.

Raupe von *Tineola* in ventraler, lateraler und dorsaler Ansicht. *kk* = Kopfkapsel, *labr* = Labrum, *ant* = Antenne, *md* = Mandibel, *max* = Maxille, *lab* = Labium, *I–III* = Thoraxsegmente I–III mit den viergliedrigen Beinen, 1–9 = Abdominalsegmente 1–9, von denen das 3. bis 6. Saugfüsschen tragen. Das 9. Abdominalsegment trägt beiderseits des Afters die beiden Afterfüsse.

interni und externi sind zu einer flachen Platte verwachsen. Die Unterlippe, das Labium ist ausserordentlich beweglich und dient in erster Linie dazu, den Seidenfaden an der Unterlage anzuheften. Die Palpi sind sehr klein, und die Glossae sind zu einem unpaaren Spinnfortsatz verwachsen, in den die Spinndrüsen ausmünden. Die ganze Kopfkapsel ist in bestimmter Anordnung mit einzelnen langen Haaren besetzt, wie es in Abb. 14 zu erkennen ist.

Auf die Kopfkapsel folgen die drei Thoraxsegmente, von denen jedes ein Paar viergliedrige Beine trägt. Auch das Abdomen ist in der für Lepidopterenraupen typischen Weise ausgebildet: es besteht aus 9 Segmenten, von denen das 3.–6. und das 9. Abdominalfüsschen tragen. Die 8 Füsschen des 3.–6. Segments werden in dieser Arbeit einfach Abdo-

minalfüsschen, diejenigen des letzten, 9. Segments Afterfüsschen genannt.

Die Raupen wachsen bis auf eine Länge von 10–13 mm, wobei sie sich nach LOTMAR (unveröffentlicht) 6–10 mal häuten. Nach LOTMAR beträgt die Fressperiode zwischen den Häutungen 7–9 Tage, die Häu-

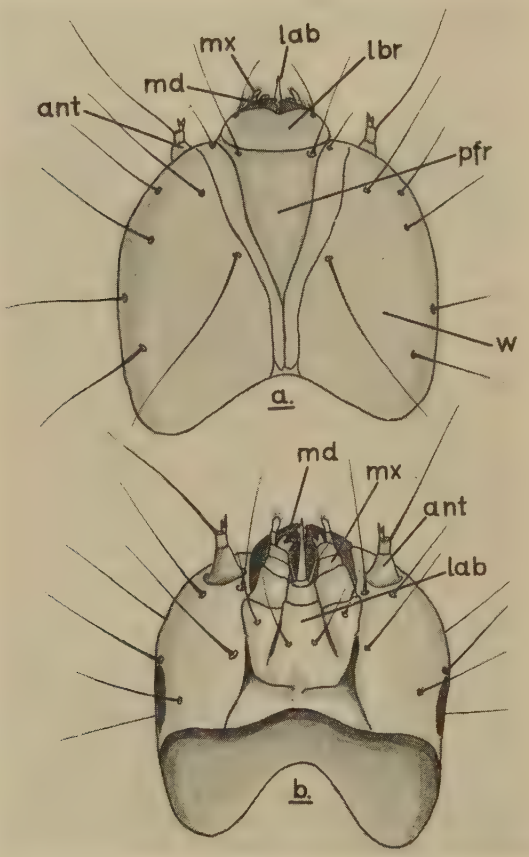


ABB. 14.

Kopf der Raupe von *Tineola*: *a*) von dorsal, *b*) von ventral. *pfr* = Praefrons, *w* = Wangen, *ant* = Antenne, *lbr* = Labrum, *md* = Mandibel, *mx* = Maxille, *lab* = Labium.

tungsperiode, während der die Raupen keine Nahrung aufnehmen, 1½–2½ Tage. Die Raupen häuten sich also alle 8–12 Tage.

Nach dem Schlüpfen beginnt die Raupe sofort mit dem Spinnen eines Köchers, in dem sie dann ihr ganzes Larvenleben verbringt. Bei

einer Temperatur von 24° C. beträgt die Dauer der Larvenentwicklung durchschnittlich zwei Monate, doch ist sie trotz anscheinend gleichbleibenden Bedingungen grossen Schwankungen unterworfen.

c) Metamorphose und Morphologie der Imago.

Schon ganz kurz nach dem Schlüpfen der Raupen treten als erste Imaginalorgane die Imaginalscheiben der Flügel als Hypodermisverdickungen morphologisch in Erscheinung. Sie wachsen während der ganzen Larvenperiode langsam, aber stetig. Im Gegensatz zu den Flügel-

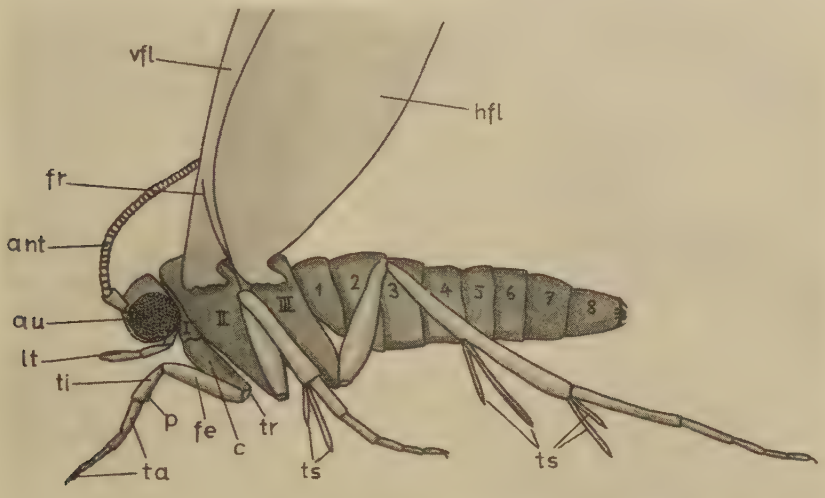


Abb. 15.

Männchen von *Tineola* von der Seite. *ant* = Antenne, *au* = Auge, *lt* = Lippentaster, *c* = Coxa, *tr* = Trochanter, *fe* = Femur, *ti* = Tibia, *ta* = Tarsus (5 Glieder), *p* = Putzapparat an der Tibia des ersten Beins, *ts* = Tibiasporen, *vfl* = Vorderflügel, *hfl* = Hinterflügel, *fr* = Frenulum.

scheiben treten die andern Imaginalscheiben, insbesondere diejenigen der Beine, erst im letzten Raupenstadium auf. Die Metamorphose ist unter andern von Gonin 1894 eingehend beschrieben worden, sodass sich hier eine Schilderung derselben erübrigt. Wichtig für die Auswertung unserer Resultate ist das Studium der äusseren Morphologie der Imago.

Abb. 15 zeigt ein *Tineola*-Männchen von der Seite in schematischer Darstellung. Haare und Schuppen sind weggelassen. Schon bei schwacher Vergrösserung erkennt man deutlich am Kopf neben den grossen Augen die langen, fadenförmigen Antennen und darunter die dreigliedrigen Labialpalpen. Das erste Thoraxsegment ist sehr schmal und von der Dorsalseite her gar nicht zu sehen, wenn nicht der Kopf mit einer Nadel

etwas nach unten gedrückt wird. Auf das zweite und dritte mächtig ausgebildete Thoraxsegment folgen neun Abdominalsegmente, von denen nur acht sichtbar sind. Das neunte, das die Geschlechtsorgane trägt, wird vollkommen vom achten überdeckt und wird nur bei der Paarung ausgestülpt. Das erste Bein, dessen Coxa frei beweglich ist, trägt an der Tibia einen Putzapparat, bestehend aus einigen dickeren und dünneren Haaren, durch den von Zeit zu Zeit die Antenne gezogen wird. Die Coxen des zweiten und dritten Beines sind fest mit den entsprechenden Thorax-segmenten verbunden. Die Tibia des zweiten Beins trägt an ihrem distalen Ende zwei Zapfen oder Sporne, die beim Schreiten auf die Unterlage aufgesetzt werden. Die Tibia des dritten Beins trägt zwei

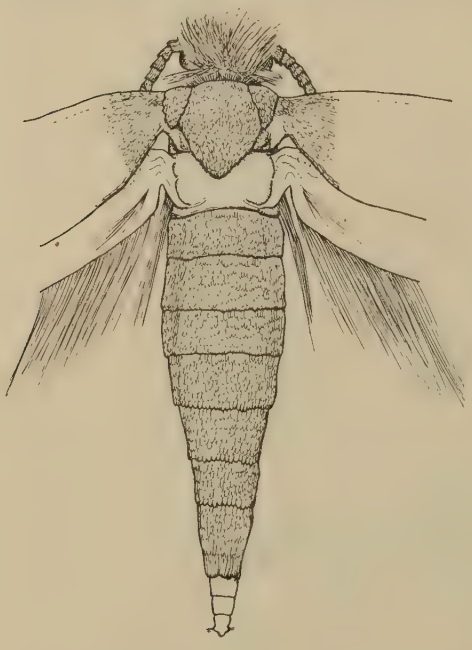


Abb. 16.

Normales Weibchen von der Dorsalseite. Das Tier ist in betäubtem Zustand gezeichnet worden; deshalb ist der Ovipositor (die drei letzten unbeschuppten Abdominalsegmente) ausgestreckt.

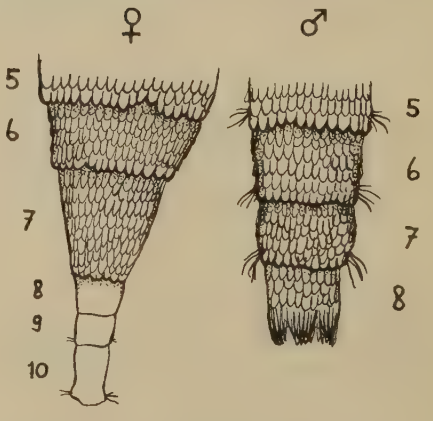


Abb. 17.

Form des weiblichen und des männlichen Abdomenendes.

Paar Sporne, das eine etwa in der Mitte der Tibia, das andere am distalen Ende derselben. Am Vorderrand des Hinterflügels erkennen wir in Abb. 15 das Frenulum, das aus zwei langen Borsten besteht, und das in das Retinaculum des Vorderflügels eingreift. Das Retinaculum besteht in einem Hakenapparat auf der Unterfläche des Vorderflügels. Es ist sehr schwer zu sehen und in Abb. 15 nicht dargestellt worden.

Abb. 16 zeigt ein Weibchen in Dorsalansicht. Diese Abbildung bringt deutlich die Verteilung der Haare und Schuppen zum Ausdruck. Auf den, mit vielen, langen Haaren besetzten Kopf folgt das erste Thoraxsegment, von dem nur die typische Querreihe von kurzen, starken Borsten zu sehen ist. Der Mesothorax zeigt in der Mitte einen grossen, beschuppten Schild und beiderseits über dem Flügelansatz zwei kleinere, beschuppte, ziemlich bewegliche Schildchen, die Tegulae. Zwischen diesen Schildern und dem Flügelansatz ist der Mesothorax, wie auch der ganze dorsale Teil des Metathorax, unbeschuppt. In der Ruhestellung werden diese nackten Partien durch die stark beschuppten Vorderflügel bedeckt. Die ganze ventrale Seite des Thorax ist vollkommen mit Schuppen bedeckt, ebenso das ganze Abdomen, und zwar beim Weibchen bis zum siebenten, beim Männchen bis zum achten Segment. Die Segmente 8–10 des Weibchens sind zum Ovipositor umgebildet und werden nur bei der Eiablage und etwa in Narkose ausgestülpt. Abb. 17 zeigt ein weibliches und ein männliches Abdomenende von der Dorsalseite. Das weibliche Abdomen ist hinten spitz, auch wenn der Ovipositor im Innern verborgen bleibt. Das männliche Abdomen dagegen ist stumpf und trägt an den Segmenten 5–7 beiderseits Haarbüschel, die, sofern sie noch vorhanden sind, als ebenso sicheres Geschlechts-Unterscheidungsmerkmal wie der Penis oder der Ovipositor dienen können. Wenn diese Haarbüschel fehlen, so ist aber damit noch nicht gesagt, dass es sich um ein Weibchen handelt; denn sie können bei alten Männchen, die schon viel herumgeflattert sind, abgestreift worden sein.

Abb. 18.

Vorder- und Hinterflügel von *Tineola*. Besonders zu beachten ist die Verteilung der Haare.

Die Flügel sind in Abb. 18 dargestellt. Sie weisen am Aussenrand eine ausserordentlich starke Behaarung auf, die die Flugfläche ganz wesentlich vergrössert. Sie befindet sich am Vorderflügel besonders an der Spitze, am Hinterflügel an der Spitze und am Hinterrand. Der Vorderrand des Vorderflügels trägt ganz kurze, aber dicke Borsten. Am Vorderrand des Hinterflügels befindet sich das Frenulum, das, wie schon erwähnt, aus zwei langen, starken Borsten besteht. Das Retinaculum ist auch auf Abb. 18 nicht zu sehen. Am Hinterrand des Hinterflügels sitzt gerade an der Basis ein sehr auffälliges Büschel von langen Haaren. Auch das Flügelgeäder ist in Abb. 18 zu erkennen. Es ist oft nur mehr oder weniger deutlich ausgebildet und ziemlich variabel, indem einzelne

Adern fehlen können. So kann beispielsweise das mittlere Feld geschlossen (Vorderflügel in Abb. 18) oder offen (Hinterflügel in Abb. 18) sein.

Zum Schluss wollen wir noch den Kopf mit den stark zurückgebildeten und funktionslos gewordenen Mundgliedmassen an Hand der Abb. 19 betrachten. An diesem Kopf ist die ganze Behaarung mit Ausnahme derjenigen der Mundgliedmassen entfernt worden. Das Labrum ist in seiner ganzen Ausdehnung nicht zu erkennen, da es teilweise mit der Kopfkapsel verwachsen ist; deutlich sind jedoch die beiden mit starken Haarbüscheln besetzten Seitenlappen desselben. Auch die Mundöffnung unterhalb des Labrums ist nur undeutlich zu sehen. Die Mandibeln sind klein, aber in einem Gelenk beweglich; es wäre denkbar, dass sie noch in beschränktem Umfang funktionieren könnten. Die Mandibeln werden teilweise überdeckt durch die sehr rudimentären Maxillen, die einen dreigliedrigen Palpus tragen, dessen letztes Glied in einige Zacken ausläuft. Die Unterlippe, das Labium ist als solches nicht zu erkennen und fest mit der Kopfkapsel verschmolzen. Sehr auffällig sind jedoch die sehr grossen dreigliedrigen Labialpalpen, die schon von blossem Auge gut zu erkennen sind und die auch in Abb. 15 dargestellt sind. Sie sind vollständig beschuppt und tragen einzelne Borsten. Die Antennen sind in Abb. 19 nicht zu sehen, da sie auf der Dorsalseite des Kopfes stehen (vergl. Abb. 15). Sie sind lang und fadenförmig und bestehen aus 60–80 gleichartigen, beschuppten Gliedern. Gegen das distale Ende zu verjüngen sie sich gleichmässig. Wie in Abb. 15 zu erkennen ist, ist das erste Antennenglied besonders kräftig ausgebildet.

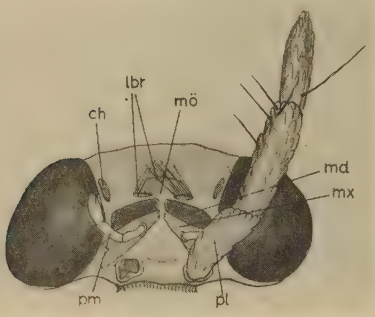


Abb. 19.

Kopf von *Tineola* von der Ventralseite. Der rechte Lippentaster und die Kopfbehaarung sind entfernt worden. *lbr* = Labrum, *mö* = Mundöffnung, *md* = Mandibel, *mx* = Maxille, *pm* = Palpus maxillaris, *pl* = Palpus labialis, *ch* = stark chitinisierte Stelle unbekannter Bedeutung.

IV. EMPFINDLICHKEIT DER VERSCHIEDENEN EMBRYONALSTADIEN GEGEN ULTRAVIOLETT

Zur Untersuchung der Empfindlichkeit wurden keine besonderen Experimente angestellt, sondern es wurden lediglich die Versuche, die zu larvalen und imaginalen Defekten führen sollten, in dieser Hinsicht ausgewertet. Daraus ergibt sich, dass es sich nicht um eine systematische Untersuchung der Empfindlichkeit,

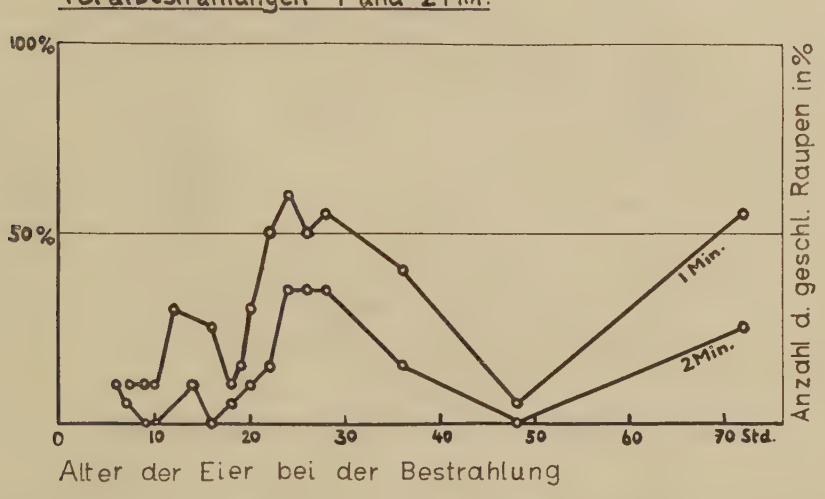


Abb. 20.
Widerstandsfähigkeit der Eier bei Totalbestrahlungen.

bezw. Widerstandsfähigkeit der Eier gegenüber Ultraviolett-Bestrahlung handeln kann. Als Mass für die Widerstandsfähigkeit wurde in den ersten Untersuchungen die Anzahl der überhaupt geschlüpften Raupen, in späteren Untersuchungen nur die Anzahl der geschlüpften normalen, also ganz ungeschädigten Raupen, ausgedrückt in Prozenten der bestrahlten Eier, verwendet. Hierbei wurden normale Larven, die später imaginale Defekte ergaben, ebenfalls als „geschädigt" betrachtet.

Bei der zur Anwendung gelangten Höhensonne (Hanau A 150) kann die Strahlungsintensität nicht verändert werden, und es wurde

mit einer konstanten Bestrahlungsdistanz von 20 cm gearbeitet. Da die Wirkung der ultravioletten Strahlen zweifellos auf photochemischen Prozessen beruht, ist sie ganz wesentlich von der Temperatur abhängig. Diese wurde deshalb mit Hilfe eines Ventilators möglichst konstant auf 23–24° gehalten, sodass die effektive Dosis allein durch die Bestrahlungsdauer bestimmt wurde. Diese wurde

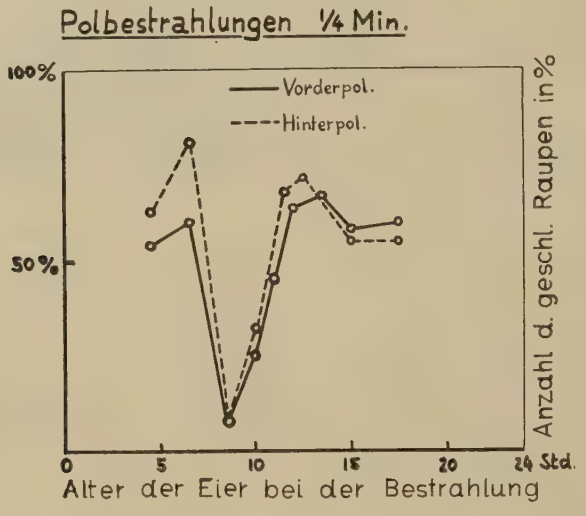


Abb. 21.
Widerstandsfähigkeit der Eier bei Polbestrahlungen.

für Totalbestrahlungen zwischen 5 Sekunden und 2 Minuten, für zonenweise Bestrahlungen zwischen 1 und 12 Minuten gehalten.

Die Abb. 20 zeigt die Widerstandsfähigkeit bei seitlichen Totalbestrahlungen von 1 und 2 Minuten Dauer. Die einzelnen Punkte der Kurven beruhen auf den Resultaten von etwa 30 bestrahlten Eiern. Die Kurven zeigen ein Minimum an Widerstandsfähigkeit, bezw. ein Maximum an Strahlenwirkung bei 9–10 Stunden alten Eiern (Einwandern der Furchungskerne ins Keimhautblastem) und bei 16 Stunden alten Eiern (Stadium der Amnionbildung). Sodann steigt die Widerstandsfähigkeit stark an, um im Alter von 24–30 Stunden (schiffchenförmige Keimanlage) ein Maximum zu erreichen. In den folgenden Entwicklungsstadien sinkt sie wieder bis im Alter von 48 Stunden (Keimstreifstadium) ein drittes Minimum er-

scheint und steigt dann langsam und stetig an bis zum Ende der Embryonalzeit.

Abb. 21 zeigt die Widerstandsfähigkeit bei Polbestrahlungen von 15 Sekunden Dauer. Auffallenderweise ist die Empfindlichkeit der Pole viel höher als die der Seitenflächen des Eis. Auch für die Pole liegt ein Widerstandsfähigkeitsminimum bei 8½ Stunden, während das zweite Minimum bei 15–16 Stunden viel weniger ausgeprägt ist. Das hängt wohl damit zusammen, dass die Keimanlage in diesem Stadium nicht bis an die Pole reicht. Es zeigt sich auch,

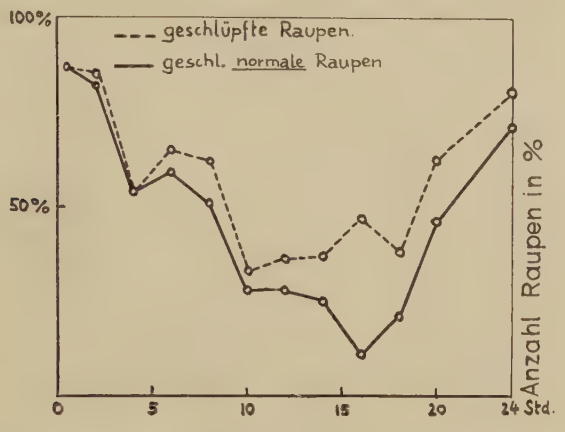


Abb. 22.
Widerstandsfähigkeit der Eier bei zonenweiser Bestrahlung.

dass der vordere Pol im Allgemeinen etwas empfindlicher ist als der hintere.

Alle folgenden Untersuchungen betreffen zonenweise Bestrahlungen, und zwar bei einer Bestrahlungsdauer von 8 Minuten. Diese Versuche umfassen total 833 bestrahlte Eier. Zur Ermittlung der Kurven in Abb. 22 und 27 wurden nur die Zonen grösster Empfindlichkeit herangezogen, nämlich (wie später noch gezeigt werden soll, Abb. 34–42) die Bestrahlungszonen 40–50%, 50-60%, 60–70% und 70–80% (-Teilstrich). In Abb. 22 gibt die gestrichelte Kurve die Schlüpfquote überhaupt an; die ausgezogene Kurve berücksichtigt die geschlüpften abnormen Raupen und Imagines, indem diese gleichfalls als geschädigt betrachtet werden. Die Kurven verlaufen im Allgemeinen parallel, hingegen zeigt sich bei

16 Stunden im Stadium der Amnionbildung ein erheblicher Unterschied, da hier ganz besonders viele abnorme Raupen auftraten. Es scheint dies ein Stadium besonderer Sensibilität zu sein. Die Kurve in Abb. 22 zeigt also ein auffallendes Minimum bei 16 Stunden, während dasjenige bei 10 Stunden in der ausgezogenen Kurve weniger deutlich zum Ausdruck kommt.

In Abb. 23 ist die ausgezogene Kurve von Abb. 22 in drei Kurven der ventral, lateral und dorsal bestrahlten Eier zerlegt worden. Die Kurven, besonders die der dorsal bestrahlten Eier, sehen allerdings

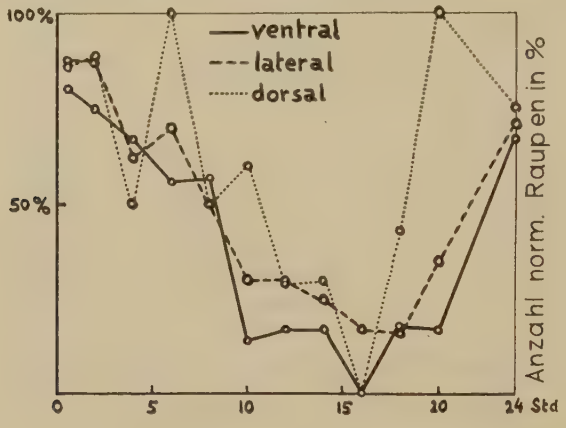
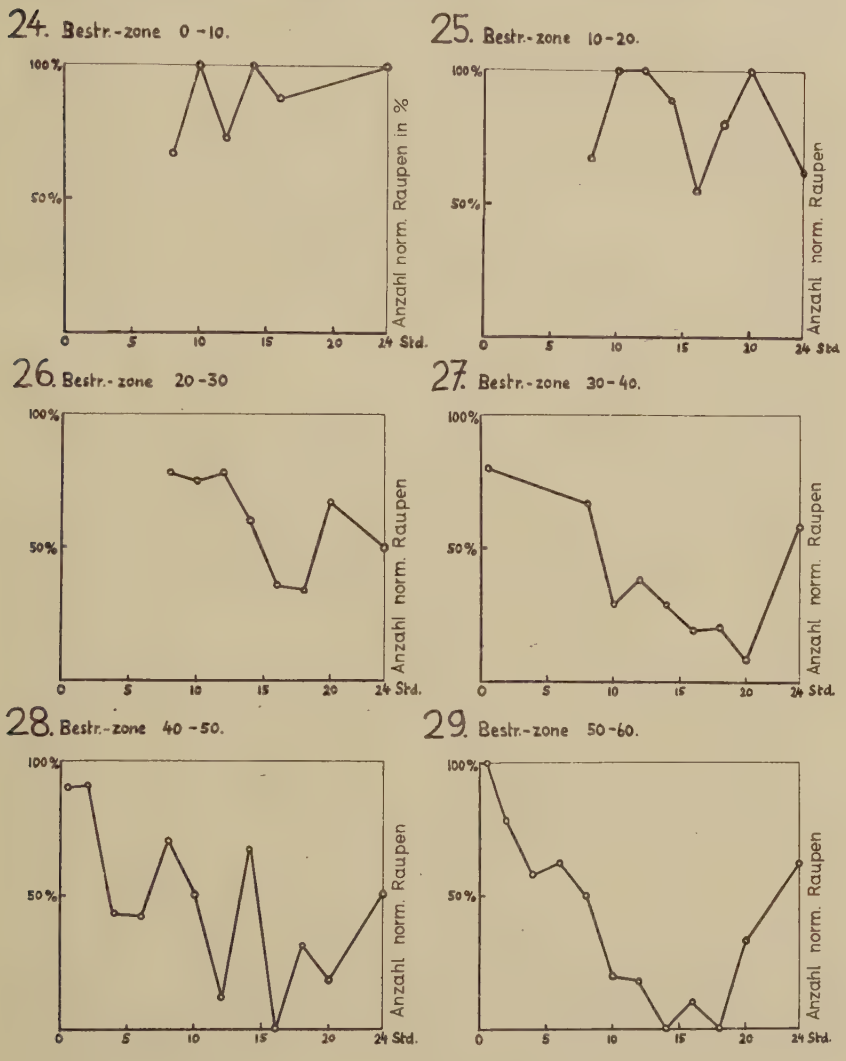


Abb. 23.
Widerstandsfähigkeit der auf verschiedenen Seiten bestrahlten Eier.

unwahrscheinlich zackig aus, was auf die verhältnismässig kleinen Zahlen (für einige Punkte nur 6 Eier), die zu dieser Auswertung zur Verfügung standen, zurückzuführen ist. Die Kurven resultieren aus 95 ventral, 271 lateral und 86 dorsal bestrahlten Eiern. Es zeigt sich immerhin recht deutlich, dass die Ventralseite am empfindlichsten ist. Nur im Alter von 4 Stunden (Keimhautblastem) scheint die Dorsalseite etwas empfindlicher zu sein. Selbstverständlich sind vom Alter von 20 Stunden an fast keine Defekte nach Dorsalbestrahlung zu erwarten, da sich dann die ganze Keimanlage mehr auf die Ventralseite konzentriert hat.

Der Vollständigkeit halber wurden noch detaillierte Kurven für die verschiedenen Bestrahlungszonen entworfen (Abb. 24–33). Wie zu erwarten, ist die Empfindlichkeit in den Endzonen (0–30% und 80–100%) gering, da hier einerseits, wie später noch zu zeigen sein

wird, keine wichtigen Organe angelegt werden, und andererseits ein grosser Teil der Ultraviolettstrahlen wegen der zunehmenden Krümmung der Eioberfläche abreflektiert werden dürfte.



In Abb. 34–42 wurde die Empfindlichkeit der verschiedenen Zonen ein und desselben Entwicklungsstadiums für jedes Stadium in einer Kurve dargestellt. Abb. 34 zeigt die Durchschnittswerte

aller Stadien. Merkwürdigerweise zeigt sich auf der Höhe von 35% ein Empfindlichkeitsmaximum, das sich dann vor allem in den älteren Stadien von 20–24 Stunden wiederfindet. Es steht möglicherweise mit der Lage eines „Differenzierungszentrums" (nach SEIDEL) in Zusammenhang, das dann allerdings im dritten Thoraxsegment liegen müsste. Wie später gezeigt werden soll, liegt das dritte

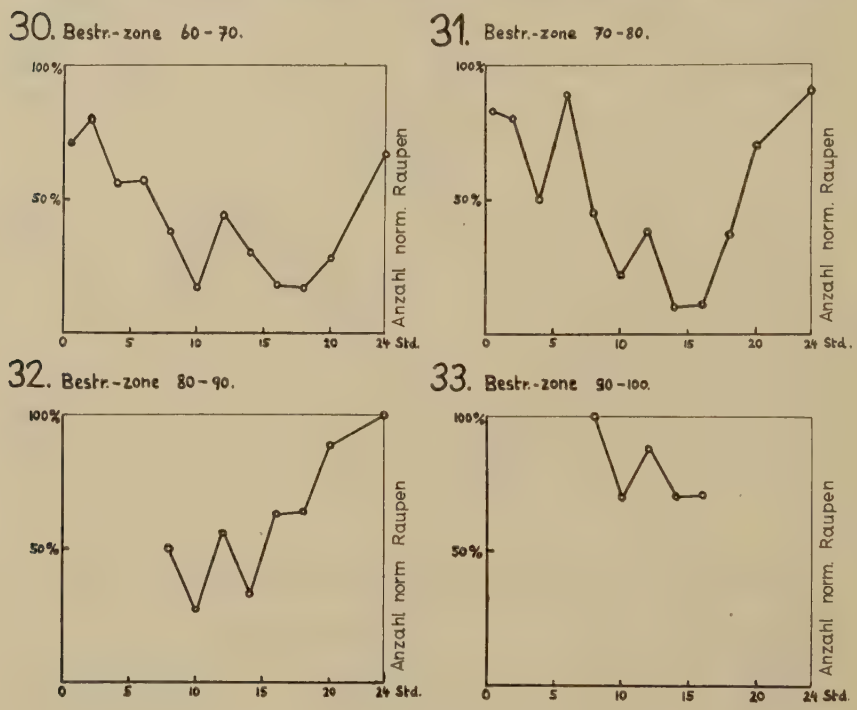


ABB. 24–33.
Widerstandsfähigkeit gegen Ultraviolett für die verschiedenen Bestrahlungszonen.

Thoraxsegment im Alter von 20–24 Stunden ungefähr auf der Höhe von 35%. Mit dieser Annahme würde ziemlich genau übereinstimmen, dass dieses Maximum bei 12 Stunden auf der Höhe von 50%, bei 14 Stunden von 55% und bei 16–18 Stunden wiederum auf der Höhe von 50% liegt (vergl. Abb. 122). Bei Betrachtung der Abb. 35–42 muss sogleich auffallen, dass sich eine Zone besonders hoher Empfindlichkeit mit zunehmendem Alter von vorn nach hinten verschiebt. Im Alter von 8 Stunden liegt diese Zone bei

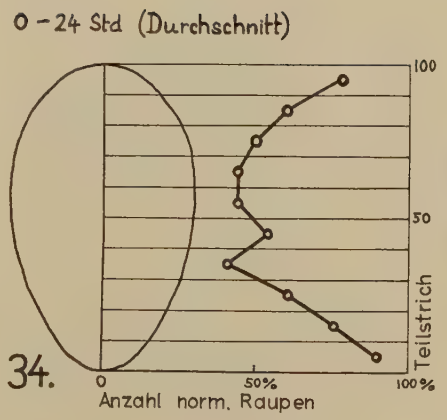
55–85%, im Alter von 10–14 Stunden bei 35–85%, im Alter von 16–18 Stunden bei 35–75% und schliesslich im Alter von 20 Stunden bei 35–65%. Im Alter von 24 Stunden hat die Empfindlichkeit schon ganz allgemein stark abgenommen, doch hat sich auch hier die Zone erhöhter Empfindlichkeit nochmals nach hinten verschoben. Sie erstreckt sich jetzt von ca. 15–50%. Diese Verschiebung einer Zone erhöhter Empfindlichkeit ist wahrscheinlich mit morphogenetischen Vorgängen in Verbindung zu bringen, indem sich in dieser Zeit die Keimanlage entsprechend nach hinten verschiebt. Wie später noch gezeigt werden soll (Abb. 122), entsprechen diese Zonen etwa der Ausdehnung von präsumptivem Kopf- und Thoraxgebiet.

Die Abb. 35–42 veranschaulichen uns gleichzeitig die entsprechenden morphologischen Entwicklungsstadien im Schema (vergl. die Zeittafel der Normalentwicklung in Kap. III). 8 Stunden: Kerne vor dem Einwandern ins Blastem. 10 Stunden: grosszelliges Blastoderm. 12 Stunden: mittleres Blastoderm. 14 Stunden: kleinzelliges Blastoderm, embryonales und extraembryonales Blastoderm lassen sich schon unterscheiden. 16 Stunden: vollendete Keimanlage, Amnionbildung. 18 Stunden: Amnionbildung vollzogen. 20 Stunden: Einsenkung der Keimanlage in den Dotter an den Polen. 24 Stunden: schiffchenförmige Keimanlage. Alle diese Eistadien wurden von der Dorsalseite her dargestellt.

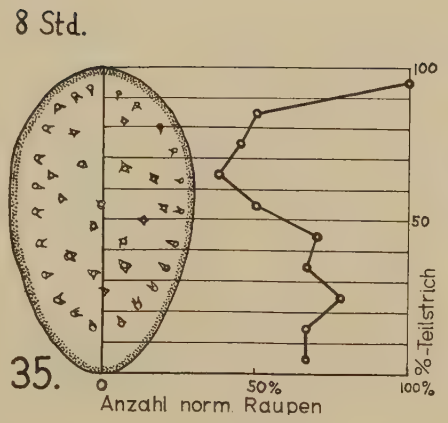
Die absolut tödliche Dosis oder die Letaldosis wurde in den wenigsten Fällen ermittelt. Für Totalbestrahlungen geben in dieser Beziehung die ersten Experimente, bei denen die Letaldosis durchwegs durch die Bestrahlungsdauer erreicht wurde, am besten Aufschluss. Bei 36 Stunden alten Eiern beträgt sie 2½ Minuten, beim Alter 9–10 und 16 Stunden 2 Minuten und beim Alter 48 Stunden schliesslich nur 1½ Minuten. Bei allen andern untersuchten Altern beträgt die Letaldosis 3 Minuten.

Für zonenweise Bestrahlungen liegt die Letaldosis natürlich wesentlich höher. Ermittelt wurde sie nur für das Keimhautblastemstadium von 2 Stunden, wo sie für die empfindlichsten Eizonen von 50–60, 60–70 und 70–80% ca. 30 Minuten beträgt. Für die späteren Stadien, die ja durchwegs empfindlicher sind, dürfte die Letaldosis etwas kürzer sein.

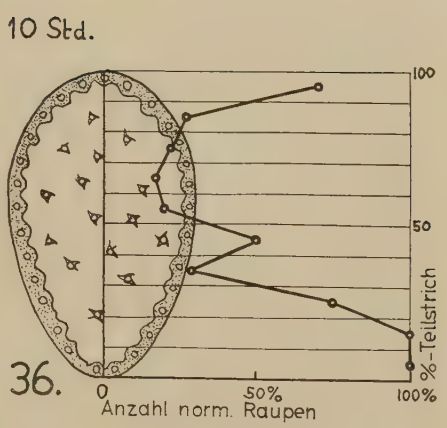
Um nochmals die wichtigsten Ergebnisse zusammenzufassen: wir finden im Laufe der Entwicklung drei Stadien besonderer Empfindlichkeit: beim Einwandern der



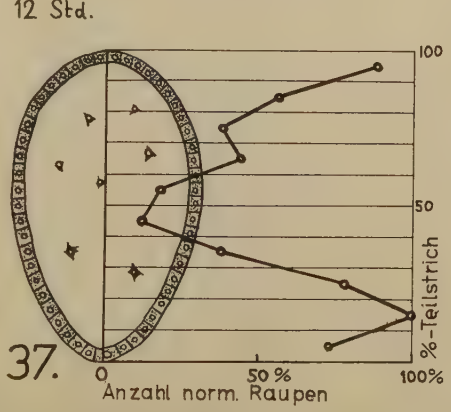
34.



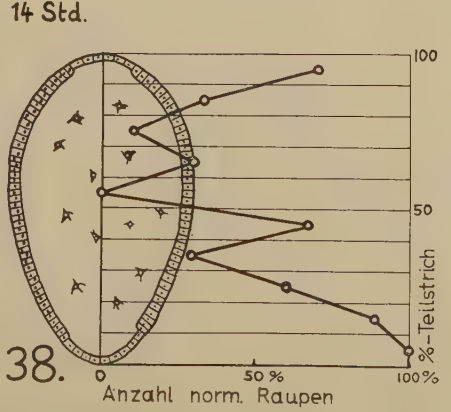
35.



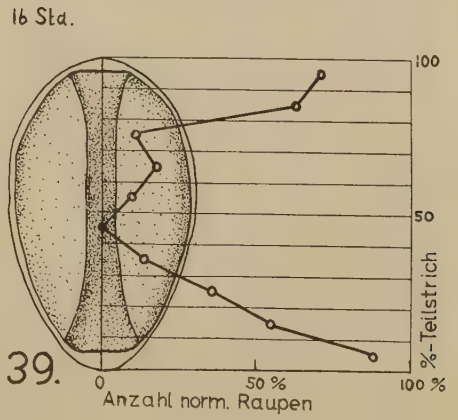
36.



37.



38.



39.

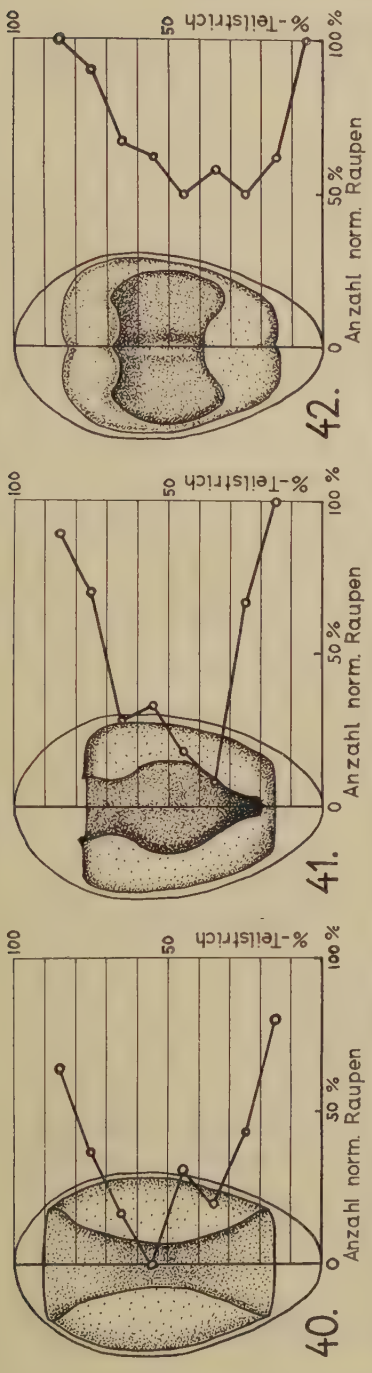


Abb. 34–42. — Widerstandsfähigkeit der verschiedenen Bestrahlungszonen gegen Ultraviolett. für jedes Bestrahlungsstadium in einer Kurve dargestellt. Die Kurve in Abbildung 34 ist als Durchschnittskurve aus allen andern ermittelt worden.

Furchungskerne ins Keimhautblastem, bei der Amnionbildung und im Keimstreifstadium. Diese drei Entwicklungsstadien erscheinen uns somit als Stadien besonders weitgehender physiologischer und morphologischer Umstellungen im Entwicklungsgeschehen.

Die vorstehend geschilderten Resultate über die Empfindlichkeit der *Tineola*-Eier gegenüber Ultraviolettbestrahlung stimmen in grossen Zügen mit den Ergebnissen von Geigy über die Empfindlichkeit der *Drosophila*-Eier überein. Auch Geigy (1931 *b*) hat für *Drosophila* ein Empfindlichkeitsmaximum bei im Alter von 4–5 Stunden nach der Ablage, also im Keimanlagestadium bestrahlten Eiern festgestellt. Die andern Empfindlichkeitsmaxima wurden nicht gefunden, doch könnten sie sehr leicht übersehen worden sein, da Geigy nicht über ein so ausgedehntes Zahlenmaterial verfügte und nicht in so vielen Entwicklungsstadien Bestrahlungen durchführte. Die Bestrahlungsdosis bei den Totalbestrahlungen war bei den Experimenten von Geigy allgemein etwa doppelt so stark. Wahrscheinlich ist das Chorion

von *Drosophila* für Ultraviolett undurchlässiger als dasjenige von *Tineola* (vergl. dazu auch die Durchlässigkeit des Chorions für Fixiermittel im Kapitel II).

V. BESCHREIBUNG DER ERZEUGTEN DEFEKTE

Die aus den bestrahlten Eiern hervorgegangenen Larven und Imagines weisen mannigfaltige Defekte auf, die im Folgenden beschrieben werden sollen. Man kann diese Defekte nach verschiedenen Gesichtspunkten ordnen: nach der Art der Defekte, nach dem Stadium, in dem sie auftreten (larvale und imaginale Defekte) und endlich nach den Embryonalstadien, in denen sie erzielt werden konnten. Ich ziehe letztere Art der Darstellung vor, scheint es doch dadurch möglich zu sein, ein Bild vom jeweiligen Determinationszustand der verschiedenen Embryonalstadien zu entwerfen. Zum allgemeinen Verständnis soll eine kurze Schilderung der überhaupt aufgetretenen Defekte vorausgeschickt werden.

Es lassen sich rein larvale, larvo-imaginale und rein imaginale Defekte unterscheiden. Rein larvale Defekte sind selten und betreffen immer nur die distalen Beinglieder des Raupenbeins, die ja auch in späten Raupenstadien keine Imaginalscheiben enthalten. Solche Defekte werden nur bei ventraler Bestrahlung in Keimstreifstadien erzielt, in denen die Raupenbeinchen schon als Zäpfchen zu erkennen sind (vergl. Abb. 11). Als larvo-imaginale Defekte wurden solche bezeichnet, die zunächst larval, später aber in gleicher Weise auch imaginal auftraten. Es zeigt sich, dass fast alle larvalen Defekte dieser Art sind. Sie können in der Imago manchmal verstärkt oder abgeschwächt auftreten, immer aber betrifft der imaginale Defekt das gleiche Organ, bezw. dieselbe Körperregion. Rein imaginale Defekte sind solche, denen eine durchaus normale Larve in der Entwicklung vorangegangen ist; wenigstens konnte an der Raupe auch bei stärkster Vergrösserung kein Defekt aufgefunden werden, sodass angenommen werden muss, dass in diesen Fällen nur die erste Anlage der Imaginalscheibe in jüngsten Embryonalschichten durch die Ultraviolettstrahlen geschädigt worden ist.

Was die Art der Defekte betrifft, so unterscheide ich grund-

sätzlich zwei Kategorien: Unterdrückungen und Mehrleistungen.

1. *Unterdrückungen.* — Dies sind weitaus die häufigsten Defekte. Sie treten larvo-imaginal und rein imaginal auf. Auch die wenigen rein larvalen Defekte müssen hierzu gerechnet werden. Es kann sich dabei um ganze oder teilweise Unterdrückung oder Verwachsung von Körpersegmenten handeln (Abb. 43, 56, 73–84); dann um einseitiges Fehlen oder Reduktion der Kopfkapsel der Raupe (Abb. 45–50, 53) und schliesslich um ganze oder teilweise Unterdrückung von Mundgliedmassen (Abb. 45–49, 85–86), Beinen oder Flügeln (Abb. 93, 94 und 105).

2. *Mehrleistungen.* — Diese sind relativ selten, treten aber auch larvo-imaginal und rein imaginal auf. Sie sind als Regulationsleistungen zu Deutungen über den Determinationszustand besonders interessant. Es kommen vor: Mehrbildung von Flügeln und Verdopplung von Beinen (Abb. 62, 63 und 104), dann aber auch larvale Verdopplungen des Abdomenendes (Abb. 60 und 61).

Neben Unterdrückungen und Mehrleistungen kommen auch Verkrüppelungen vor. Sie treten nur imaginal auf. Beine oder Flügel sind stark verkrümmt bezw. geschrumpft, doch sind bei Beinen alle Glieder, bei Flügeln die ganze Aderstruktur vorhanden. Es handelt sich hier um eine Erscheinung, die in ebenso hohem Prozentsatz auch in den Kontrollzuchten auftritt, die also gar nicht auf die Bestrahlung, sondern viel eher auf eine mechanische Behinderung der Streckung der Beine, bezw. der Ausbreitung der Flügel beim Schlüpfen des Schmetterlings zurückzuführen ist.

a) Keimhautblastemstadium, 0–7½ Stunden nach der Ablage.

Das Stadium des Keimhautblastems ist charakterisiert durch das Keimhautblastem, die Reifeteilungen, die Befruchtung und die Furchung. Die Furchungskerne liegen im Innern des Dotters.

Es wurden 481 Eier zonenweise bestrahlt. Sie ergaben 329 normale und 7 abnorme, schlüpffähige Raupen, 204 normale und 4 abnorme Imagines. Wir finden also eine ausserordentlich geringe Anzahl abnormer Individuen. Das rührt wohl davon her, dass die erzeugten Defekte, wenn sie überhaupt auftreten, so umfassend

sind, dass sie sich unbedingt letal auswirken, oder dass zum Mindesten die Räupchen, die ja in vielen Fällen geschädigte Mundgliedmassen haben, das Chorion nicht mehr durchbeissen können. So wurden denn in 115 daraufhin untersuchten Eiern 93 abnorme Embryonen, resp. Räupchen gefunden. Die Tatsache, dass fast keine leichten Defekte erzielt werden konnten, dass schwache Bestrahlungsdosen überhaupt keine Defekte, starke Dosen aber ausgedehnte, umfassende Defektbildungen zur Folge hatten, kann wohl am Besten so verstanden werden, dass im Keimhautblastemstadium Teile einzelner Regionen noch in sich die Fähigkeit zur Ganzbildung enthalten, dass aber die Entstehung einer solchen Organregion unterbleibt, wenn ihr ganzer präsumptiver Anlagenkomplex ausgeschaltet wird. Man muss demnach annehmen, dass der Keim im Keimhautblastemstadium in Beziehung auf einzelne Regionen determiniert ist, dass diese Regionen in sich aber noch völlig undeterminiert, also noch weitgehend regulationsfähig sind. Hierin ergibt sich eine völlige Übereinstimmung mit dem Ergebnis von MASCHLANKA (1938) bei *Ephestia*, wo bei Vorderpolbrennungen entweder die ganze Kieferregion (Mandibel, Maxille und Labium) erhalten blieb, oder aber der ganze Kopf fehlte, woraus geschlossen wurde, dass die Kieferregion im Keimhautblastemstadium die Fähigkeit habe, aus einem Teil ihres Gebietes das Ganze wieder herzustellen, zu regulieren. Erstmals wurde von SCHNETTER (1934) ein solches Verhalten, eine Regulation innerhalb von Organkreisen, von „Potenzbereichen" aus Teilen ihrer Anlage durch Schnürungen für das frühe Blastoderm des Bieneneies nachgewiesen. SCHNETTER unterscheidet Potenzbereiche für Vorderkopfregion, Kieferregion, Thoraxregion und Abdominalregion. Betrachten wir nun kurz daraufhin 33, zumeist nicht schlüpffähige, durch Bestrahlung im Alter von

---

ABB. 43–51.
Im Keimhautblastemdtadium erzeugte larvale Defekte.

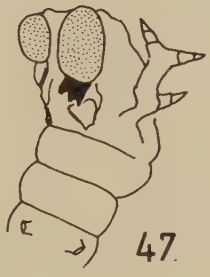
		Art der Bestrahlung:						
Abb. 43.	— 81 *d* 8:	rechts-dorsal	63–72%	Alter	2	Std.	Dauer	4′
„ 44.	— 81 *c* 6:	rechts	64–73%	„	2	„	„	2′
„ 45.	— 103 *b* 1:	ventral-links	71–81%	„	2	„	„	20′
„ 46.	— 103 *b* 2:	links-ventral	69–80%	„	2	„	„	20′
„ 47.	— 104 *c* 4:	rechts-ventral	60–70%	„	2	„	„	30′
„ 48.	— 103 *b* 3:	rechts	69–80%	„	2	„	„	20′
„ 49.	— 103 *b* 6:	dorsal-rechts	71–81%	„	2	„	„	20′
„ 50.	— 104 *d* 4:	dorsal-links	40–50%	„	2	„	„	30′
„ 51.	— 102 *e* 5:	ventral	45–55%	„	4	„	„	12′

43.

44.

45.

46.



47.

48.

51.

49.

50.

2 Stunden erzielte abnorme Raupen bezw. Embryonen. Es handelt sich fast durchwegs um einseitige Unterdrückungen, woraus geschlossen wurde, dass jeweils ein links- und ein rechtsseitiger Defektbereich existieren muss. Von den oben genannten 33 Defekten sind 7 geringfügiger Art und betreffen nur einzelne Thoraxsegmente (Abb. 43), oder 1–4 Abdominalsegmente (Abb. 44). Die übrigen 26 Defekte betreffen folgende Organbezirke:

1. Vorderkopfregion (Kopfkapsel, Antennen, Labrum) = V.
2. Kieferregion (alle paarigen Mundgliedmassen, Mandibeln, Maxillen und Labium) = K.
3. Thoraxregion (3 Thoraxsegmente) = T.

(3 *a*) event. Region der drei Thoraxbeine.)

4. Abdominalregion = A.

Bei den 26 Defektfällen sind nun einseitig folgende Organbezirke (Regionen) betroffen worden:

1 Fall	=	V.	K.	T.	A.	ganz							
2 Fälle	=	V.	K.	T.		„				A.	teilweise		(Abb. 48)
1 Fall	=	V.	K.	T.		„							(Abb. 49)
1 „	=	V.	K.			„			T.		„		
5 Fälle	=	V.	K.			„							(Abb. 46)
1 Fall	=	V.				„		K.			„		
1 „	=		K.	T.		„	V.				„		(Abb. 47)
2 Fälle	=		K.			„	V.		T.		„		(Abb. 45)
2 „	=		K.			„	V.				„		
1 Fall	=						V.	K.			„		
1 „	=		K.	T.	A.	„							(Abb. 50)
1 „	=		K.	T.		„							
1 „	=		K.			„			T.		„		
1 „	=		K.			„							
1 „	=			T.	A.	„							
1 „	=			T.		„				A.	„		
3 Fälle	=								T.	A.	„		

V. = Vorderkopf, K. = Kiefer, T. = Thorax, A. = Abdomen.

Diese Resultate lassen sich übersichtlicher in einer Tabelle zusammenstellen:

	Vorderkopf-region	Kiefer-region	Thorax-region	Abdominal-region
Ganze Unterdrückung	11	19	9	3
Teilweise Unterdrückung	6	2	7 (+4)	6 (+3)

(In Klammern sind die oben angeführten geringfügigen Defekte angegeben.)

Aus dieser Tabelle geht deutlich hervor, dass die einzelnen Regionen in den meisten Fällen einseitig (je nach bestrahlter Seite) g a n z unterdrückt werden. Ganz besonders deutlich ist das für die Kieferregion, während die Abdominalregion vielleicht besser in einzelne, wohl auch etwas übereinandergreifende Bereiche zerlegt werden müsste, doch ist das Zahlenmaterial zu klein, um das durchzuführen. Auch die Thoraxregion ist wohl zweckmässig in zwei Bereiche zu teilen, nämlich in eine Region der Thoraxsegmente und eine Region der Thoraxbeine; denn, wie noch gezeigt werden soll, können die Thoraxbeine auch ausgebildet werden, wenn die Ausbildung der Thoraxsegmente unterbleibt.

Nach Bestrahlung im Stadium des Keimhautblastems traten nur larvale, keine rein imaginalen Defekte auf. Soweit also die betroffenen Raupen während der Entwicklung nicht eingehen, treten die Defekte imaginal in der gleichen Weise auf. Es handelt sich stets um Unterdrückungen, niemals um Mehrleistungen. Allerdings traten bei starken Bestrahlungsdosen scheinbare Doppel- und Dreifachbildungen von Raupenbeinen auf (Abb. 45, 47 und 51). Es zeigt sich aber bei solchen Mehrfachbildungen, dass die Segmentgrenzen des Thorax verwischt sind, und dass die andern Beine der gleichen Seite fehlen, dass also niemals mehr als drei Einzelbeine auf einer Seite in Erscheinung treten. Es handelt sich also vermutlich bei den Doppelbeinen um eine Zusammenlegung von zwei Beinanlagen; denn sonst müsste man doch wohl annehmen, dass wenigstens in einzelnen Fällen die andern Beine der gleichen Seite erhalten geblieben sein müssten. Dies ist, wie wir später sehen werden, nach Bestrahlungen im Blastodermstadium tatsächlich der

Fall. Wie schon gesagt, sind die im Keimhautblastemstadium erzeugten Defekte allgemein Unterdrückungen, im einfachsten Fall die einseitige Unterdrückung von einem Thorax- oder Abdominalsegment. So fehlt beim Beispiel der Raupe in Abb. 43 das dritte Thoraxsegment linksseitig. Auf dieser Abbildung ist gleichzeitig noch ein leichter rechtsseitiger Defekt am dritten Abdominalsegment, ein Geschwulst, eine grosse Warze zu erkennen. Dies ist nichts Seltenes und kommt nach Bestrahlung in allen Stadien vor.

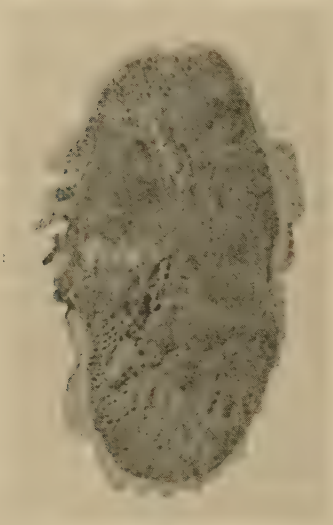


Abb. 52.

104 *d* 10: Unentwickeltes Ei, fixiert nach 3 Tagen. Bestrahlte Seite nicht zu ermitteln. Orientierung 50–60%. Bestrahlungs-Alter 2 Stunden, Bestrahlungsdauer 30′.

Abb. 44 zeigt eine Raupe mit mangelhafter Ausbildung der Abdominalsegmente 5–8. Es wäre denkbar, dass hier eine Segmentbildungszone getroffen wurde, doch ist das deshalb unwahrscheinlich, weil das letzte Abdominalsegment wieder relativ gut und vollständig ausgebildet ist. Sehr häufig sind bei stärkeren Bestrahlungsdosen Unterdrückungen von Mundgliedmassen, wie sie in Abb. 45, 46 und 47 gezeigt werden. In Abb. 45 fehlt die Kieferregion (Mandibel, Maxille und Labium) links. Das Labium fehlt ganz und die rechte Maxille ist nur ganz unvollkommen ausgebildet. Auch fehlt die linke Antenne, und die Kopfkapsel ist linksseitig stark reduziert. In Abb. 46 fehlt die ganze linke Kopfhälfte mit allen Anhängen. In Abb. 47 ist von den Mundgliedmassen nur die linke Mandibel einigermassen normal ausgebildet; die linke Maxille ist gerade noch zu erkennen. Die ganze Kopfkapsel kann einseitig fehlen (Abb. 46, 48 und 49) oder stark reduziert sein (Abb. 45, 47 und 50), ja es kann sogar eine ganze Kopfhälfte fehlen, wobei an Stelle des fehlenden Teiles eine formlose Gewebemasse treten kann (Abb. 46 und 48), oder aber es kann der Körper gegen die fehlenden Teile wie abgeschnitten erscheinen, wobei er an der betreffenden Stelle offen bleibt (Abb. 49). Möglicherweise ist in diesem Falle der dorsale

Rückenschluss unterblieben. Die Abb. 45 und 47–51 zeigen ausser den Kopfdefekten noch ganz wesentliche Thorax- und Abdominaldefekte. So ist in Abb. 45, 47, 48 und 49 der Thorax stark reduziert. In Abb. 50 sind Thorax und Abdomen überhaupt rechtsseitig, äusserlich vollkommen undifferenziert. In Abb. 51 trägt das Abdomen einen merkwürdigen ventralen Anhang, von dem man zunächst annehmen könnte, es handle sich um ein zweites Abdomenende, also um eine Duplicitas posterior; die mikroskopische Untersuchung hat dann ergeben, dass die Mitteldarmanlage blasenartig stark erweitert ist und vorne ventral einen kleinen Blindsack aufweist. Im Übrigen enthält der Anhang vorne hauptsächlich Fettgewebe, während er hinten fast vollständig vom Mitteldarm ausgefüllt wird.

Neben den Eiern, die sich zu normalen und defekten Embryonen entwickelten, fanden sich nach Bestrahlung mit der Letaldosis von 30 Minuten im Alter von zwei Stunden auch unentwickelte Eier. Abb. 52 zeigt einen Schnitt durch ein solches Ei, das drei Tage nach der Eiablage fixiert wurde. Es zeigt grosse Dotterkörner und dazwischen undifferenzierte Plasmamassen, doch ist von Kernen nichts zu finden. Diese unentwickelten Eier treten auf, wenn die Bestrahlungszone bei $^0/_0$-Teilstrich 50–60, 60–70 und 70–80 liegt. Wahrscheinlich wurde bei diesen Eiern das Richtungsplasma mit dem darin liegenden Eikern getroffen; denn dass die ersten Furchungskerne im Innern des Dotters getroffen worden sind, ist wohl kaum anzunehmen, da auch bei *Tineola* der Dotter für Ultraviolett wahrscheinlich ziemlich undurchlässig ist. Auch haben wir ja in Kapitel III gesehen, dass das Richtungsplasma in den betreffenden Zonen liegen kann.

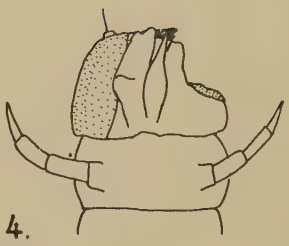
b) Blastodermstadium, 8–15 Stunden nach der Ablage.

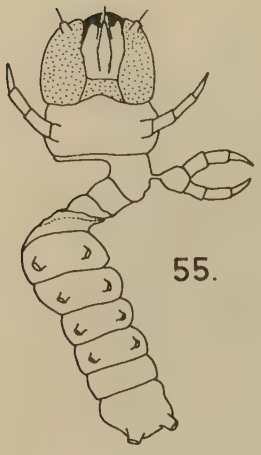
Dieses Stadium ist charakterisiert durch das einheitlich ausgebildete Blastoderm, nach dem Einwandern der Kerne ins Keimhautblastem und vor der Sonderung von embryonalem und extraembryonalem Blastoderm.

Es wurden insgesamt in verschiedener Weise 2445 Eier bestrahlt. Sie ergaben 926 normale und 75 abnorme schlüpffähige Raupen, 513 normale und 31 abnorme Imagines, wobei die letztere Zahl nur die rein imaginalen Defekte umfasst. Die Zahl der abnormen Individuen ist also auch hier nicht hoch, aber doch wesentlich höher

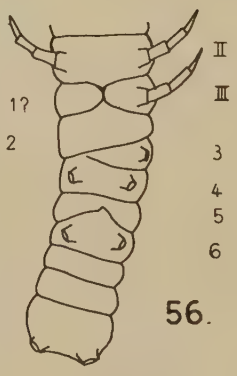
53.

54.





55.



56.

59.

57.

58.

60.

als im Keimhautblastemstadium. Sehr viel höher ist hingegen die Zahl der Eier, deren Räupchen den schlüpffähigen Zustand nicht erreichen konnten und die sich in weitaus den meisten untersuchten Fällen als stark geschädigt erwiesen. Neben einigen wenigen, bei Anwendung starker Bestrahlungsdosen entstandenen umfassenden Defekten, die also ganze Körperregionen betrafen, sind die Defekte im Allgemeinen nur auf wenige, in vielen Fällen nur auf ein Körpersegment beschränkt. Dies lässt vermuten, dass hier die Determination schon weiter fortgeschritten ist, und dass die im Keimhautblastemstadium festgestellten Potenzbereiche in sich nicht mehr die Fähigkeit zur Ganzbildung besitzen. Eine beschränkte larvale Regulationsfähigkeit ist jedoch noch vorhanden; denn es treten hier echte Doppelbildungen an Beinen auf (Abb. 62 und 63), d. h. solche, die nicht durch Zusammenlegung mehrerer Beinanlagen entstanden sind, was mit Sicherheit daraus zu schliessen ist, dass alle andern Beine, zumindest der gleichen Seite, vorhanden sind. Auch die letzten Abdominalsegmente sind noch nicht voll determiniert, da das ganze Abdomenende doppelt ausgebildet sein kann (in Abb. 60 ist das letzte, 9. Segment verdoppelt; das Tier hatte vier Afterfüsse und zwei After, die beide funktionsfähig waren. Leider ist das Räupchen bald eingegangen. Abb. 61 zeigt eine Raupe, bei der die letzten drei Abdominalsegmente doppelt ausgebildet sind. Sie konnte die Eihülle nicht verlassen. Die larvalen Defekte erwiesen sich, soweit sie weiter verfolgt werden konnten, mit Ausnahme eines Falles (Abb. 92), der weiter unten noch besprochen werden soll, als larvo-imaginal. Sie ergaben also die entsprechenden imaginalen Defekte. Im Gegensatz zum Keimhautblastemstadium ergaben Bestrahlungen im Blastodermstadium auch rein imaginale

---

Abb. 53–60.

Im Blastodermstadium bei einer Bestrahlungsdosis von 8′ erzeugte larvale Defekte. Nur die in Abbildungen 56 und 60 dargestellten Raupen waren schlüpffähig.

		Art der Bestrahlung:			
Abb. 53.	— 88 *c* 10:	ventral-rechts	80–90%	Alter 10	Std.
„ 54.	— 88 *e* 9:	ventral	71–81%	„ 10	„
„ 55.	— 88 *f* 4:	ventral-rechts	55–64%	„ 10	„
„ 56.	— 88 *f* 5:	links-dorsal	46–58%	„ 10	„
„ 57.	— 88 *f* 7:	ventral	50–60%	„ 10	„
„ 58.	— 88 *f* 9:	ventral	49–59%	„ 10	„
„ 59.	— 88 *g* 6:	ventral	57–67%	„ 10	„
„ 60.	— 89 *g* 7:	links-ventral	42–51%	„ 12	„

Defekte. Damit ist bewiesen, dass schon in diesem Stadium imaginale Anlagen vorhanden sind, die durch die Ultraviolettstrahlen selektiv, d. h. ohne Schädigung der Larvenorganisation, getroffen und ausgeschaltet bezw. geschädigt werden können (vergl. GEIGY und LÜSCHER 1942).

Bei den erzielten Defekten handelt es sich zumeist um Unterdrückungen. Am Häufigsten sind einseitige Unterdrückungen von

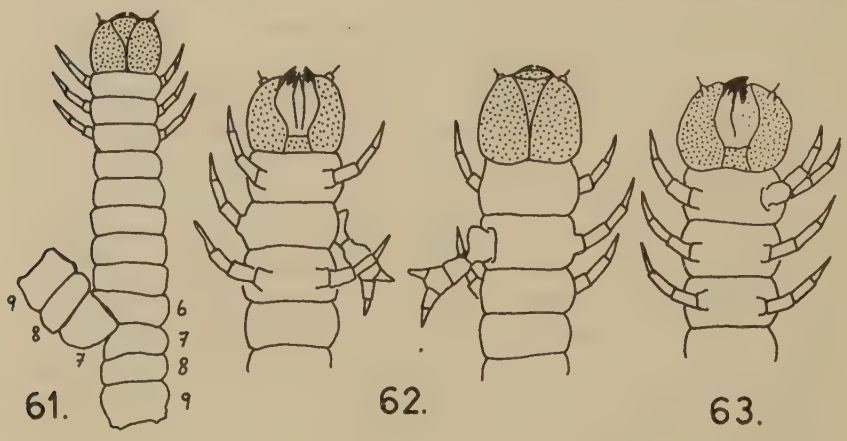


ABB. 61–63.

Im Blastodermstadium erzeugte larvale Doppelbildungen.
Nur die in Abbildung 62 dargestellte Raupe war schlüpffähig.

Abb. 61. — 89 *g* 9: ventral-links, 40–50%, Bestrahlungsdauer 8′, Bestrahlungsalter 12 Std. Die letzten drei Abdominalsegmente sind doppelt ausgebildet.

Abb. 62. — 63 *f* 1: ventral, 40–50%, Bestrahlungsdauer 4′, Bestrahlungsalter 12 Std. Das zweite linke Bein weist eine Doppelbildung der Endglieder auf. Ausserdem ist es stark nach der Dorsalseite verschoben.

Abb. 63. — 90 *d* 3: links, 68–79%, Bestrahlungsdauer 8′, Bestrahlungsalter 14 Std. Die drei distalen Glieder des ersten linken Beins sind verdoppelt. Ausserdem fehlen links Mandibel und Maxille.

Thorax- oder Abdominalsegmenten, die larval (Abb. 67–70) und auch rein imaginal (Abb. 74) auftreten. Die Abdominalsegmente können auch schraubenartig miteinander verbunden sein (Abb. 64, 66 und 81). Der Larve kann fehlen: eine Antenne, eine Mandibel, eine Maxille, eine Hälfte des Labiums, sehr oft Maxille und Labium einer Seite und einzelne Thorax- oder Abdominalbeine, wobei die Haut an der entsprechenden Stelle eine leichte Schrumpfung (Narbe) aufweisen oder aber vollkommen glatt sein kann. Die Kopfkapsel kann reduziert, kleiner ausgebildet oder auf einzelne chitinisierte

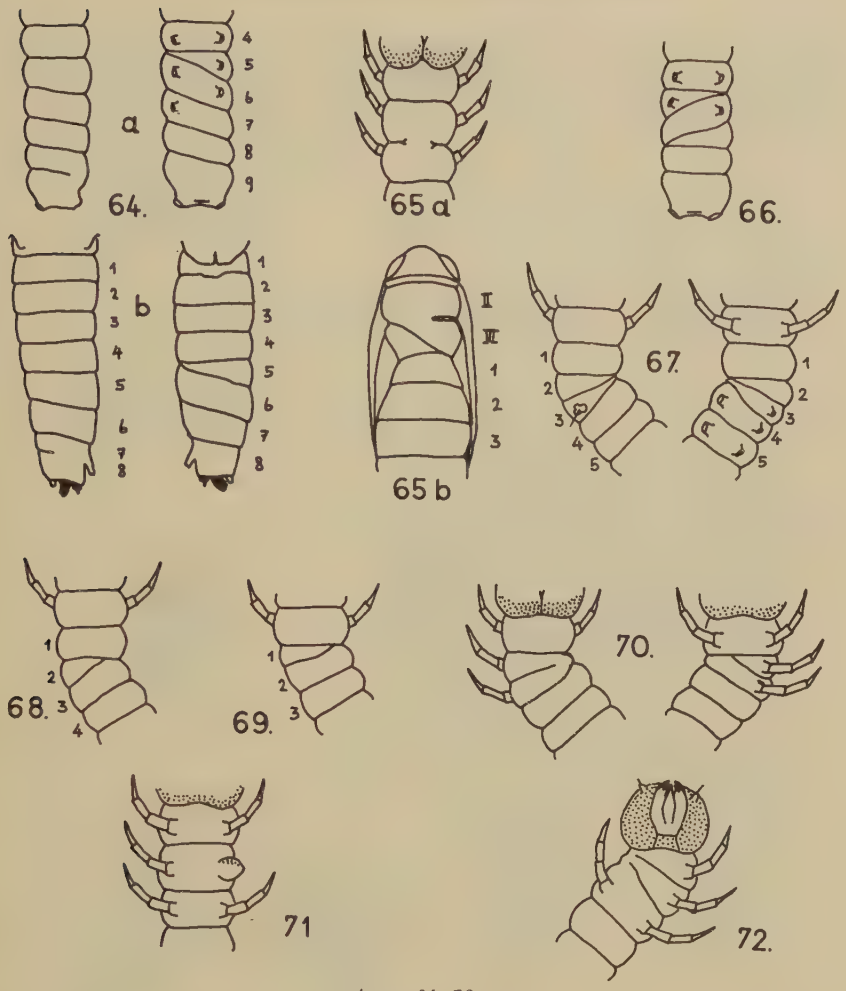


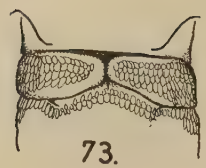
Abb. 64–72.

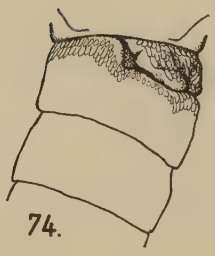
Im Blastodermstadium erzeugte, leichtere larvale Thorax- und Abdomendefekte.
Art der Bestrahlung:

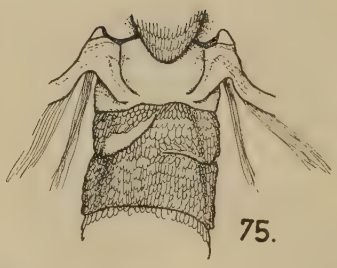
Abb. 64. — 59 *h* 9: links, 30–40%, Bestrahlungsdauer 2′, Bestrahlungsalter 10 Std. *a* = Raupe, *b* = Imago, je Abdomen von dorsal und ventral.

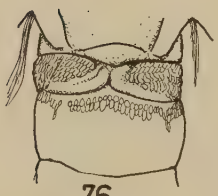
Abb. 65. — 72 *e* 9: ventral-rechts, 54–63%, Dauer 90″, Alter 14 Std. *a* = Raupe, *b* = Puppe.

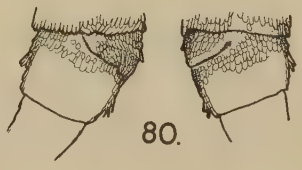
Abb. 66. —	61 *e* 1:	rechts	50–60%	Dauer	2′	Alter	8 Std.
„ 67. —	62 *h* 1:	rechts	30–40%	„	2′	„	14 „
„ 68. —	70 *c* 5:	ventral-rechts	36–45%	„	1′	„	14 „
„ 69. —	73 *c* 1:	ventral-rechts	51–61%	„	90″	„	10 „
„ 70. —	73 *c* 2:	dorsal-rechts	50–60%	„	90″	„	10 „
„ 71. —	71 *f* 8:	dorsal-links	43–52%	„	90″	„	12 „
„ 72. —	71 *c* 7:	dorsal-rechts	51–61%	„	90″	„	12 „











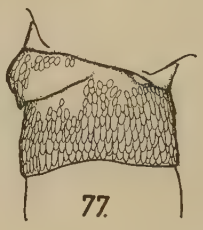


Abb. 73–84.
Imaginale Abdominaldefekte, wie sie am häufigsten nach Bestrahlung in verschiedenen Entwicklungsstadien auftreten.

Abb. 73. — 31 *f* 2:	Total	Alter 18	Std.	Dauer 1′	Dorsalansicht
„ 74. — 33 *c* 5:	„	„ 12	„	„ 30″	„
„ 75. — 29 *d* 5:	„	„ 19	„	„ 30″	„
„ 76. — 35 *d* 7:	„	„ 20	„	„ 30″	„
„ 77. — 30 *e* 1:	„	„ 22	„	„ 45″	„
„ 78. — 25 *e* 4:	„	„ 36	„	„ 2′	„
„ 79. — 25 *d* 4:	„	„ 36	„	„ 1′	„
„ 80. — 32 *g* 3:	„	„ 26	„	„ 2′	ventral u. dorsal
„ 81. — 61 *e* 1:	rechts 50–60%	„ 8	„	„ 2′	von ventral
„ 82. — 30 *f* 7:	Total	„ 22	„	„ 1′	von dorsal
„ 83. — 25 *c* 3:	„	„ 36	„	„ 1′	„ „
„ 84. — 24 *e* 6:	„	„ 24	„	„ 90″	von dorsal und ventral

Teile beschränkt sein. Nur sehr selten finden sich ausgedehnte Kopfdefekte wie in Abb. 53 und 54. Der Raupe in Abb. 53 fehlt der ganze Kopf, und an seiner Stelle finden sich nur zwei stark chitinisierte Höcker. Auch das erste Thoraxsegment fehlt noch, und das erste linke Bein scheint am Mesothorax inseriert zu sein. Möglicherweise ist aber auch das zweite linke Bein gespalten. Die Beine der rechten Seite fehlen gänzlich. Der Raupe in Abb. 54 fehlen die Mundgliedmassen und die Kopfkapsel (mit Ausnahme eines kleinen Stückchens) der linken Seite. Auch Abb. 63 zeigt eine Raupe, der die Mundgliedmassen der linken Seite fehlen. Rein imaginal können Mundgliedmassen reduziert sein wie in Abb. 85 und 86, in denen je ein Lippentaster reduziert ist. In Abb. 87 ist auch die Kopfkapsel dorsal etwas eingedrückt, was allerdings wahrscheinlich durch eine Störung im Momente des Schlüpfens entstanden ist. Abb. 88 zeigt ein Bein, bei dem die Tibia stark verkürzt ist und am distalen Ende einen Sporn zu wenig aufweist. Hier soll aber gleich darauf verwiesen werden, dass ähnliche Beinabnormitäten unter Umständen auch in Kontrollzuchten auftreten. Abb. 89 zeigt ein solches abnormes Bein eines Kontrolltiers.

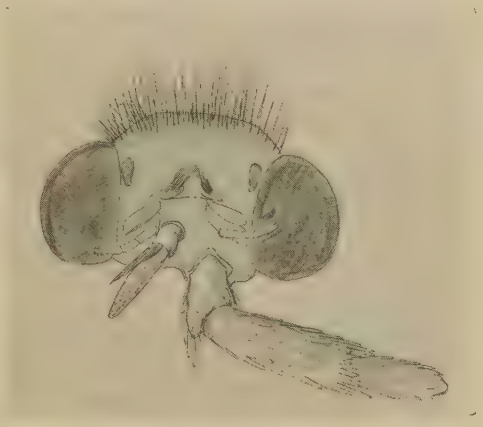


Abb. 85.

43 *c* 32: dorsal, 65–100%, Bestrahlungsalter 11½ Std., Bestrahlungsdauer 30″. Der rechte Lippentaster der Imago ist etwas dorsalwärts verschoben und auf zwei kleine Glieder beschränkt.

Interessanter als die Unterdrückungen und für die Ermittlung des Determinationszustandes im Bestrahlungsmoment aufschlussreicher sind die Mehrleistungen, die larval und rein imaginal aufgetreten sind. Die larvalen Mehrleistungen, Verdopplungen von Beinen und Abdomenendsegmenten wurden oben schon besprochen. Die Doppel- und Dreifachbeine der Abb. 55 und 57 sind wohl eher als Zusammenlegung von zwei oder drei Beinanlagen zu deuten. Eine interessante larvale Mehrleistung, die sich dann auch imaginal

auswirkte, stellt Abb. 90 (72 *e* 10) dar. Hier ist rechtsseitig, etwas mehr auf der Ventralseite zwischen Pro- und Mesothorax, ein überzähliges Segment ausgebildet, das bei der Larve noch kein Bein trägt. Beim frisch geschlüpften Räupchen war seine Haut ganz glatt, während sich kurz vor der Verpuppung eine kleine, mit Borsten besetzte Warze zeigte. Die Imago aber besass an dem überzähligen Segment ein vollständiges, mit Muskulatur versehenes Bein, das mit seinem einzigen Tibiasporn den Charakter eines zweiten Beins, mit seiner frei beweglichen Coxa aber eher den eines ersten Beins hatte. Ausserdem war an dem Segment noch ein, zwar ziemlich reduzierter, Flügel ausgebildet mit der für den Mesothorax typischen Tegula an seiner Basis. Dieses überzählige Segment scheint also durch eine Abspaltung von Mesothoraxmaterial entstanden zu sein, wobei anzunehmen ist, dass im Zeitpunkt der Bestrahlung (14 Stunden nach der Eiablage) die larvale Beinanlage schon determiniert, die imaginalen Bein- und Flügelanlagen aber noch zu weitgehenden Regulationsleistungen befähigt sind. Dass die imaginalen Anlagen schon vorhanden sein müssen, ist oben schon dargelegt worden. Einen weiteren interessanten Fall einer imaginalen Mehrleistung stellt Abb. 91 (48 *e* 6) dar.

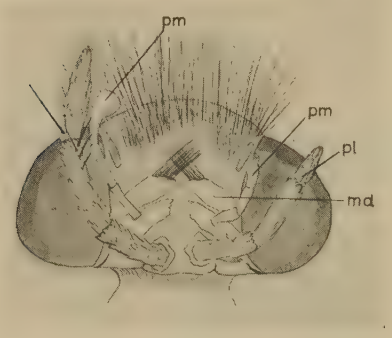


Abb. 86.

57 *b* 5: links, 70–80%, Bestrahlungsalter 12 Std., Bestrahlungsdauer 2′. Der linke Lippentaster ist zu klein ausgebildet, während der rechte Maxillar-palpus, dessen Endglied blasenförmig erweitert ist, viel zu lang ist. *md* = Mandibel, *pl* = Palpus labialis, *pm* = Palpus maxillaris.

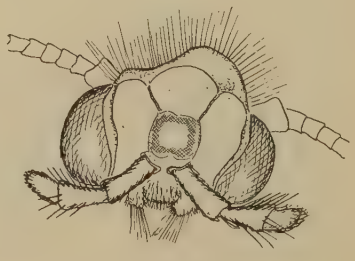


Abb. 87.

Imaginaler Kopfdefekt. Abgeschnittener Kopf von 22 *c* 2 von hinten. Kopfkapsel dorsal etwas eingedrückt. Bestrahlungsalter 10 Std., Bestrahlungsdauer 1′, Totalbestrahlung.

Hier trägt der Prothorax einen kleinen beschuppten Flügel, der allerdings gar kein Geäder erkennen lässt. Man kann hieraus den Schluss ziehen, dass auch der Prothorax in sich eine Potenz zur Flügelbildung besitzt, die normalerweise durch einen unbekannten Faktor, welcher eben durch die Bestrahlung ausgeschaltet werden kann, gehemmt wird. Ein Vergleich mit den Palaeodictyopteren drängt sich hier auf und man könnte die Möglichkeit in Betracht ziehen, dass der Prothorax aller Insekten noch eine Potenz zur Flügelbildung besitze. Wir können aber auch annehmen, dass es sich hier wiederum um eine Abspaltung von der Vorderflügelanlage handelt, die sich in den Prothorax verschoben hat. Eine weitere imaginale Mehrleistung ist in Abb. 86 dargestellt, eine Hypertrophie des rechten Maxillarpalpus mit einer blasenförmigen Erweiterung des Endglieds.

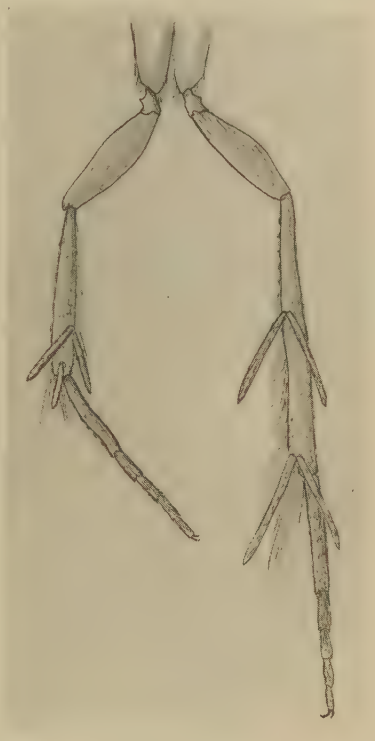


Abb. 88.

46 *g* 11: Tibia des dritten rechten Beines ist verkürzt und trägt am distalen Ende nur einen Sporn. Bestrahlungsalter 9 Std., Bestrahlungsdauer 30″. Hinterpolbestrahlung.

Einer der larvalen Defekte, die weiter verfolgt werden konnten, erwies sich als rein larval, nämlich die Raupe 61 *f* 2 (Abb. 92). Der Raupe fehlte das dritte rechte Bein narbenlos, während es bei der Imago, wenn auch abnorm, so doch vollständig vorhanden war. Äusserlich (vergl. Abb. 92) sind nur Coxa, Trochanter und Femur sichtbar. Tibia und Tarsus befinden sich invers, wie ein umgestülpter Handschuhfinger, im Innern hauptsächlich der Coxa. Deutlich ist die Tiba zu erkennen, mit den vier hier blasenförmig erscheinenden Spornen. Wahrscheinlich sind sie so blasenförmig

aufgetrieben durch das Gewirr der Schuppen im Innern. Der Tarsus ist weniger deutlich gegliedert, doch erkennt man ohne Mühe fünf

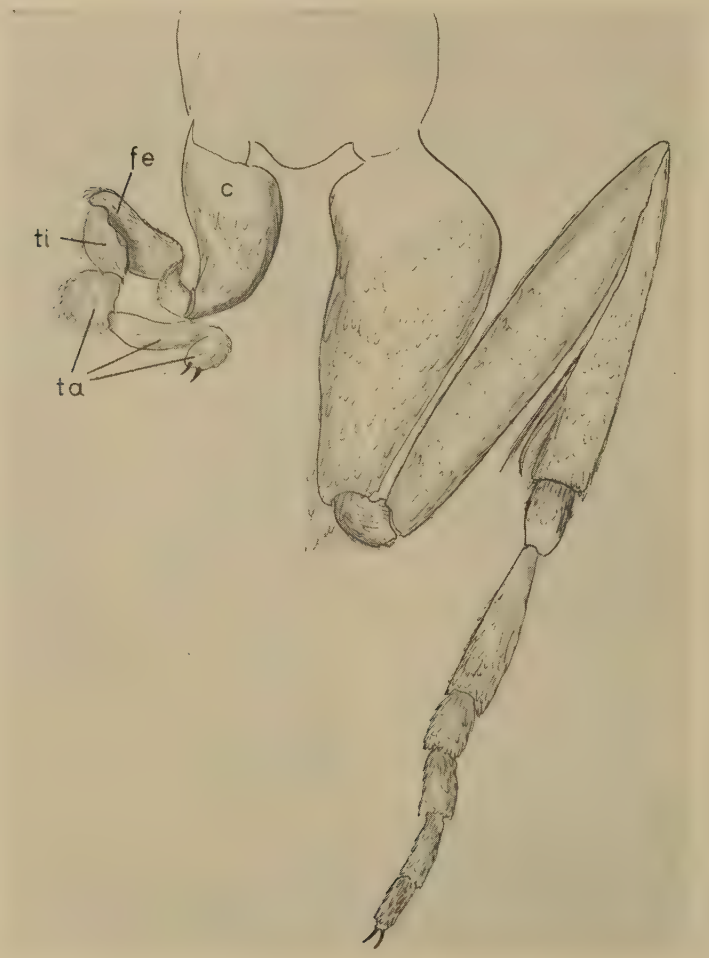


Abb. 89.

Rein imaginaler Defekt eines unbehandelten Kontrolltiers. Das erste rechte Bein ist sehr abnorm ausgebildet. Etwa 1% der Kontrolltiere weisen solche und ähnliche, meist leichtere Defekte auf. *c* = Coxa, *fe* = Femur, *ti* = Tibia, *ta* = Tarsus.

Abschnitte, von denen einer im Innern zwei Klauen trägt. Das ganze Gebilde ist im Innern mit einem wirren Durcheinander von Schuppen angefüllt, das ihm ein aufgetriebenes Aussehen verleiht.

Wir können also in diesem Falle annehmen, dass nach Ausschaltung des larvalen Beins die imaginale Beinanlage sich aus dem umliegenden Bereich der Hypodermis herausdifferenziert habe, und dass sie, da nach aussen kein Platz war, nach innen, also invers ausge-

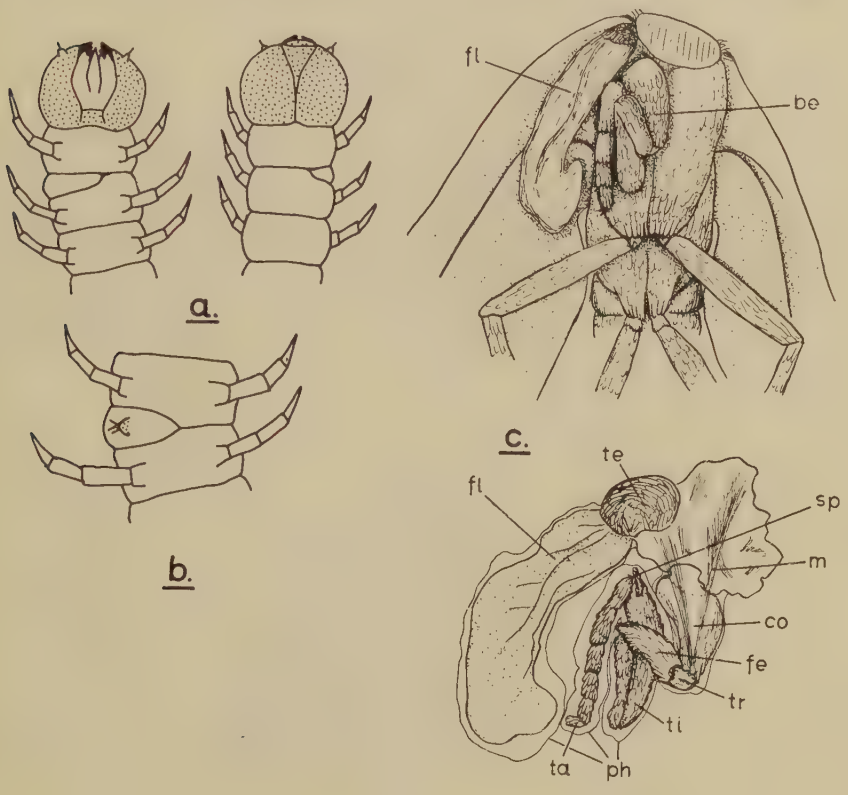


Abb. 90.

72 *e* 10: Ventral-rechts ist ein überzähliges Segment ausgebildet. *a*) junge Raupe, *b*) ältere Raupe, *c*) Imago, das erste Segment ist entfernt worden, *fl* = zusätzlicher Flügel, *be* = zusätzliches Bein; *d*) das überzählige Segment allein, *ph* = Puppenhülle, *te* = Tegula, *m* = Muskulatur, *co* = Coxa, *tr* = Trochanter, *fe* = Femur, *ti* = Tibia, *sp* = Tibiasporn, *ta* = Tarsus. Bestrahlung rechts-dorsal, 52–62%, Bestrahlungsalter 14 Std., Bestrahlungsdauer 1½ Min.

wachsen sei. Bei dieser Deutung ist jedoch Vorsicht geboten; denn es lässt sich ja nicht feststellen, ob nicht schon ein entsprechendes, inverses, also nach innen ausgewachsenes, larvales Bein vorhanden war, natürlich auch als Wirkung der Ultraviolettstrahlen. Es lässt

sich folglich nicht einmal mit Sicherheit sagen, ob es sich in diesem Falle wirklich um einen r e i n larvalen Defekt handelt.

Auch Abb. 93 zeigt einen Defekt, der teilweise rein larval ist:

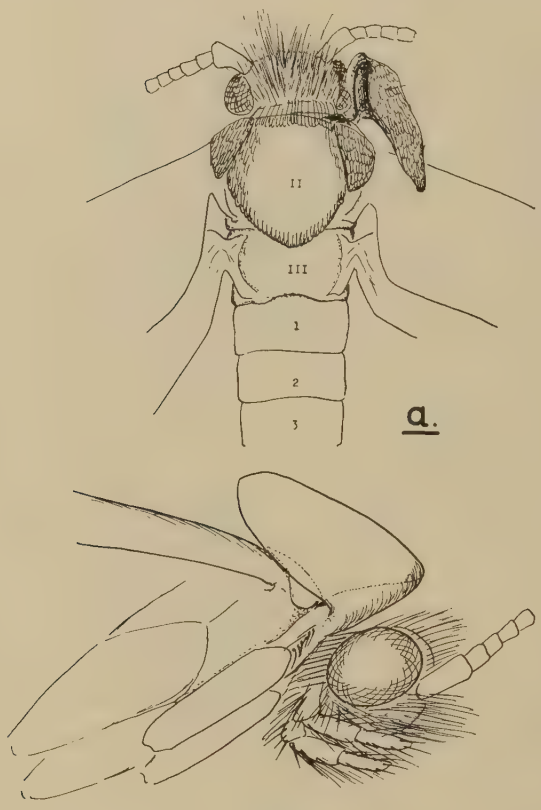


Abb. 91.

48 *e* 6: Mehrbildung eines kleinen, beschuppten Flügels rechts am Prothorax. *a*) Ansicht von dorsal; *b*) Ansicht von der Seite, Beine sind entfernt worden. Bestrahlung Vorderpol, Bestrahlungsalter 10 Std., Bestrahlungsdauer 30″.

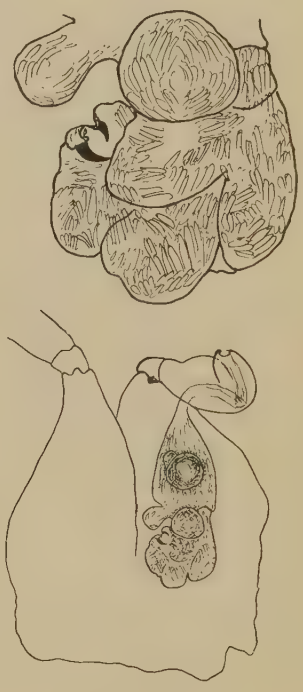


Abb. 92.

61 *f* 2: Tibia und Tarsus des dritten rechten Beines sind invers ausgebildet. Sie liegen im Innern von Femur und Coxa. Der Raupe fehlte das entsprechende Bein vollkommen und narbenlos.

das zweite linke Bein nämlich fehlt der Larve, ist aber bei der Imago vollständig vorhanden. Der linke Vorderflügel der Imago ist nur als kurzer Stummel ausgebildet. Der Metathorax fehlt linksseitig bei Larve und Imago.

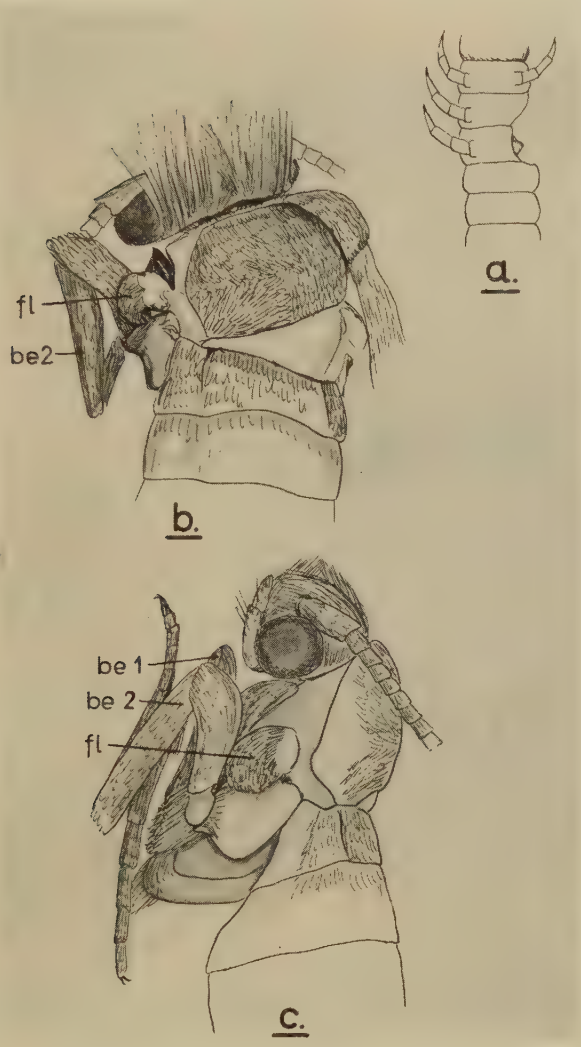


Abb. 93.

Defekt, der larval mehr in Erscheinung tritt als imaginal. Das zweite linke Bein, das der Raupe fehlt, ist bei der Imago vollständig vorhanden. Im Übrigen entspricht die Imago der Larve. Bestrahlung links, 45–55%, Bestrahlungsalter 14 Std., Bestrahlungsdauer 2 Min. *a*) Raupe von ventral; *b*) Imago von dorsal; *c*) Imago von links. *fl* = Flügel, *be* 1 = erstes Bein. *be* 2 = zweites Bein.

In der Abb. 94 tritt der Imaginaldefekt stärker in Erscheinung als der larvale. Der Raupe fehlt das erste linke Bein narbenlos, bei der Imago hingegen ist das ganze erste Thoraxsegment linksseitig unterdrückt.

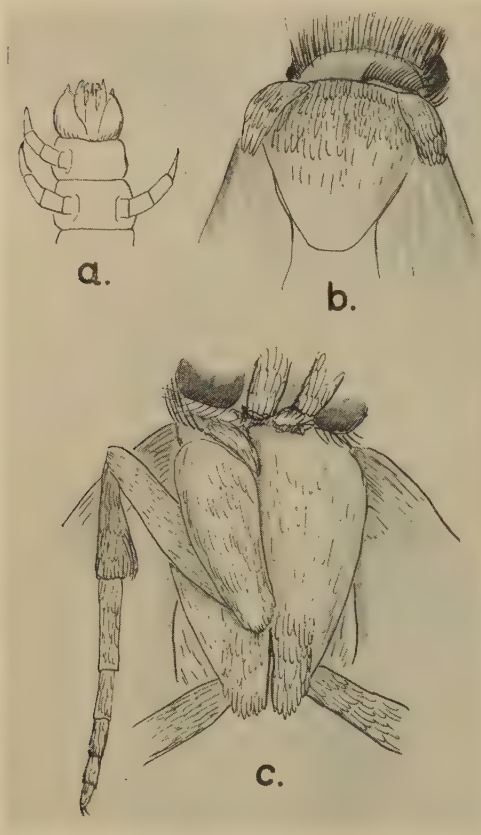


Abb. 94.

Defekt, der imaginal mehr in Erscheinung tritt als larval. Der Raupe fehlt das ganze linke Bein narbenlos, während bei der Imago die ganze linke Hälfte des Prothorax unterdrückt ist. Bestrahlung links, 55–65%, Bestrahlungsalter 14 Std., Bestrahlungsdauer 2 Min. *a*) Raupe von ventral; *b*) Imago von dorsal; *c*) Imago von ventral.

Bei verhältnismässig starken Bestrahlungsdosen (8 Minuten) im Blastodermstadium erhält man auch Defekte wie Abb. 58 und 59, die weder Unterdrückungen noch Mehrleistungen sind, sondern bei denen ganze Körperpartien äusserlich undifferenziert erscheinen.

c) Stadium der Amnionbildung, 15½–19 Stunden nach der Ablage.

Das Stadium der Amnionbildung ist charakterisiert durch die Sonderung von embryonalem und extraembryonalem Blastoderm, die Bildung von Amnion und Serosa und den Beginn der Einsenkung der Keimanlage an den Polen.

Die 740 Eier, welche in verschiedener Weise bestrahlt wurden, ergaben 271 normale und 37 abnorme schlüpffähige Raupen. Aus den Raupen gingen 161 Imagines hervor, von denen 15 rein imaginale Defekte aufwiesen. Wir finden also einen

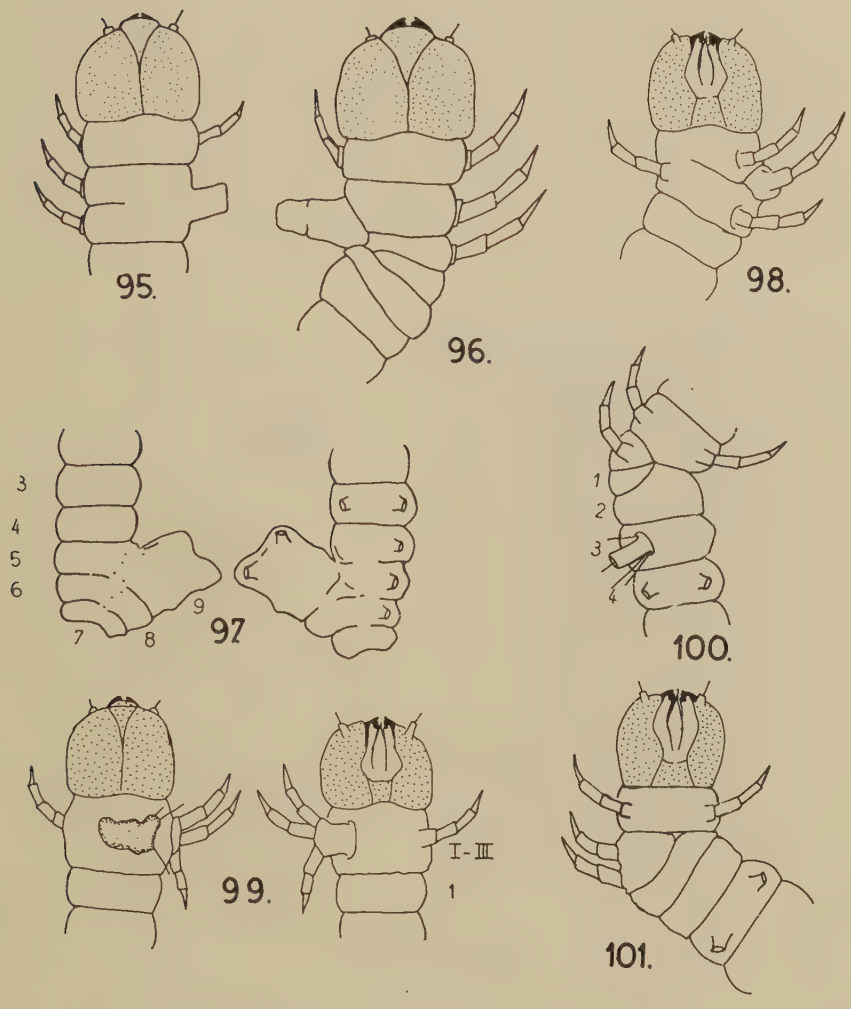


Abb. 95–101.

Einige im Stadium der Amnionbildung mit einer Bestrahlungsdosis von 8 Min. erzeugte larvale Defekte. Alle diese Raupen waren schlüpffähig, sind aber noch vor der ersten Häutung eingegangen.

Abb. 95. — 91 *f* 2:	rechts	50–60%	Alter	16	Std.
„ 96. — 91 *g* 7:	rechts	50–60%	„	16	„
„ 97. — 92 *c* 6:	rechts-ventral	20–31%	„	18	„
„ 98. — 92 *f* 7:	ventral	38–49%	„	18	„
„ 99. — 92 *f* 9:	ventral-links	42–51%	„	18	„
„ 100. — 92 *g* 2:	links	38–47%	„	18	„
„ 101. — 92 *f* 6:	ventral-rechts	42–51%	„	18	„

noch höheren Prozentsatz abnormer Individuen (fast ausschliesslich Unterdrückungen) als im Blastodermstadium, was auf ein Absinken der Regulationsfähigkeit hindeutet. Diese Annahme wird dadurch bestätigt, dass keine echten larvalen Doppelbildungen mehr auftreten.

Die Defekte sind, mit Ausnahme einer imaginalen Spaltung der Augenanlage, restlos Unterdrückungen. Die Doppel- und Dreifachbildungen der Raupenbeine in Abb. 99 und 102 sind nicht echt; denn sie sind jedenfalls durch Zusammenlegung der Anlagen mehrerer Segmente entstanden. Bei zonenweiser Bestrahlung betreffen die Defekte im Allgemeinen nur einzelne Segmente oder Mundgliedmassen; nur in seltenen Fällen bei starken Bestrahlungsdosen können auch umfangreichere Defekte entstehen. So fehlt in einem extremen Fall eine ganze Kopfhälfte. Die meisten Kopfdefekte betreffen aber nur eine Mandibel, eine Maxille, die Hälfte des Labiums, eine Antenne oder einen Teil der Kopfkapsel. Manchmal werden auch zwei oder drei Mundgliedmassen der gleichen Seite geschädigt. Die häufigsten Defekte sind einseitige Unterdrückungen von 1—2 Thorax- oder Abdominalsegmenten. Der Defekt kann sich aber unter Umständen nur auf einzelne Beine beschränken, wobei dann manchmal an ihrer Stelle

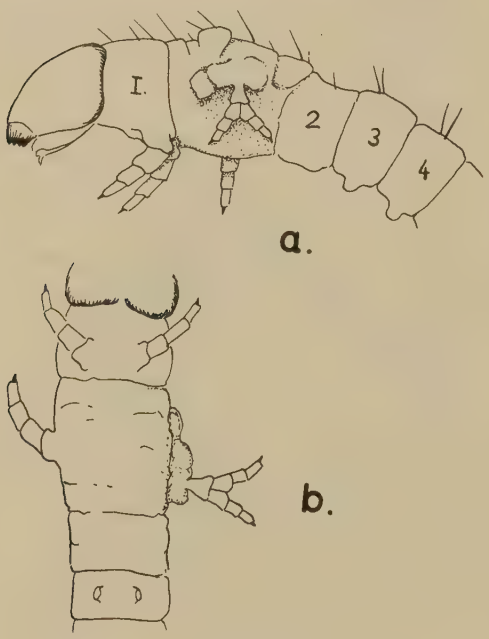


Abb. 102.

91 *f* 7: rechts-ventral, 46-58%, Bestrahlungsdauer 8 Min., Bestrahlungsalter 16 Std. Embryo, der die Eihülle nich verlassen konnte. Das zweite und dritte Thoraxsegment und das erste Abdominalsegment sind verwachsen. Auf der linken Seite ist ein Doppelbein ausgebildet. *a*) Ansicht von links; *b*) Ansicht von ventral.

merkwürdige Auswüchse, wie sie in Abb. 95, 96 und 100 dargestellt sind, auftreten können.

Rein imaginal treten überhaupt nur Segmentunterdrückungen auf, wie sie Abb. 73 und 75 zeigen, mit Ausnahme eines Falles, in dem eine Spaltung der Augenanlage vorliegt (Abb. 103, 65 *c* 2). Leider ist die Puppe eingegangen, doch war an ihr deutlich zu erkennen, dass das Pigment des rechten Auges auf drei Stellen des Kopfes verteilt war. Die histologische Untersuchung zeigte, dass

Abb. 103.

65 *c* 2: rechts, 60–70%, Bestrahlungsdauer 2 Min., Bestrahlungsalter 18 Std. Die rechte Augenanlage der Puppe ist in drei Teile gespalten. *a*) Ventralansicht der Puppe mit den drei stark pigmentierten Stellen des rechten Auges. *b*) Schnitt durch die rechte Augenanlage. Die Puppencuticula (*pc*) hat sich zum Teil abgelöst.

die Gesamtzahl der Ocellen ungefähr derjenigen eines normalen Auges entsprach (Abb. 103 *b*). Möglicherweise waren noch andere Teile des Kopfes stark geschädigt, sodass sich der Defekt letal auswirkte.

Wir finden also im Stadium der Amnionbildung m e h r ; aber w e n i g e r u m f a n g r e i c h e Defekte, nur Unter-

drückungen und keine Regulationsleistungen. Dies bedeutet eindeutig eine Abnahme der Regulationsfähigkeit, ja, wir haben guten Grund, anzunehmen, dass in diesem Stadium die larvale Determination abgeschlossen ist.

d) Stadium der schiffchenförmigen Keimanlage, 20–24 Stunden nach der Eiablage.

Das Stadium der schiffchenförmigen Keimanlage ist charakterisiert durch das Einwandern von Dotter zwischen Amnion und

Abb. 104.

24 *c* 2: Totalbestrahlung, Bestrahlungsalter 24 Std., Bestrahlungsdauer 30″. Der rechte Vorderflügel ist doppelt ausgebildet. *a*) Ansicht von dorsal; *b*) von der Seite (die Beine sind entfernt worden).

Serosa an den Polen, die Bildung der Kopflappenbucht, die Konzentrierung der Keimanlage auf der Ventralseite und deren Längenwachstum.

459 zonenweise bestrahlte Eier ergaben 279 normale und 33 abnorme, schlüpffähige Raupen, 203 normale und 3 rein imaginal abnorme Schmetterlinge. Wir finden hier wieder einen hohen Pro-

zentsatz abnormer Raupen, während die Zahl der rein imaginalen Defekte abnimmt. In den oben genannten Zahlen sind 570 total bestrahlte Eier unberücksichtigt, deren Raupen nicht genau genug untersucht wurden, um einen Irrtum auszuschliessen. Sie ergaben 22 Imaginaldefekte, von denen wir also nicht wissen, ob es solche rein imaginaler Art sind, und 166 normale Schmetterlinge. Bei diesen Imaginaldefekten handelt es sich durchwegs um Unterdrückungen von Abdominalsegmenten (Abb. 76, 77, 80, 82 und 84), mit Ausnahme einer Spaltung des rechten Vorderflügels, die in Abb. 104 (24 *c* 2) dargestellt ist. Obwohl die Spalthälften viel zu schmal und zu kurz sind, scheint es sich doch um eine echte Doppelbildung zu handeln, da sowohl der Hinterrand des vorderen als auch der Vorderrand des hinteren Teils mit Borsten und Haaren besetzt sind und so den beiden Spalthälften den Charakter von Ganzbildungen verleihen. Leider ist vom Flügelgeäder gar nichts zu erkennen. Der hintere Teil des Doppelflügels sitzt scheinbar am Metathorax, doch ist er durch eine schmale Leiste mit dem vorderen Teil verbunden. Dass es sich bei dem mittleren Flügelstück eher um ein Spaltprodukt des Vorderflügels handelt, wird dadurch bestätigt, dass es nicht, wie der Hinterflügel, ein Frenulum trägt. Vom Retinaculum ist leider an keinem der drei rechtsseitigen Flügel etwas zu erkennen. Abb. 105 (24 *e* 7) stellt ein Tier derselben Versuchsklasse dar, bei dem Meso- und Metathorax rechts verschmolzen sind. Auf der rechten Seite ist nur e i n Flügel vorhanden, der als Verschmelzungsprodukt von Vorder- und Hinterflügel zu betrachten ist; denn der Vorderrand mit der Tegula hat Vorderflügelcharakter, der Hinterrand aber mit den langen Haaren und besonders mit dem typischen Haarbüschel an der Basis gleicht mehr demjenigen eines Hinterflügels. Auch das Flügelgeäder (vergl. Abb. 18) gleicht in der vorderen Hälfte mehr dem eines Vorderflügels, in der hinteren mehr demjenigen eines Hinterflügels. Auch diese Flügelbildung, eine harmonische Ganzbildung aus zwei Anlagen, lässt sich nur erklären, wenn man annimmt, dass die Anlagen noch weitgehend regulationsfähig, also noch nicht voll determiniert sind.

Was die larvalen Defekte betrifft, so handelt es sich hier wiederum um larvo-imaginale und zwar um Unterdrückungen und eventuell um unechte Doppelbildungen wie in Abb. 107 und 108, wo das Doppelbein aus den beiden Anlagen desselben Segments hervorgegangen zu sein scheint. Die Defekte sind die gleichen, wie

sie im Stadium der Amnionbildung erzielt wurden, nur sind sie bei gleicher Bestrahlungsart durchschnittlich auf noch kleinere Bezirke beschränkt. Zum ersten Mal treten in diesem Stadium Defekte auf, die nicht ein ganzes Raupenbein, sondern nur 2—3 Glieder desselben betreffen (vergl. Abb. 112 ff.). Dies bedeutet eine weitere

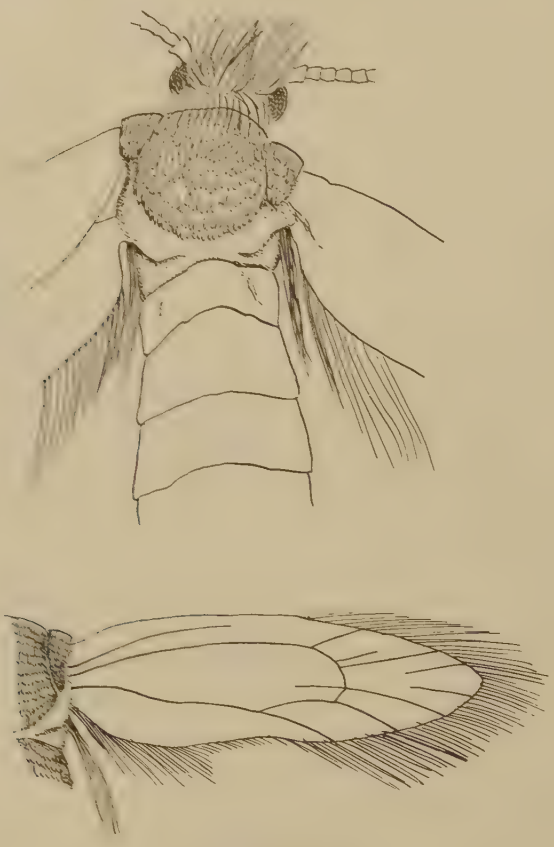


Abb. 105.

24 ♂ 7: Totalbestrahlung. Bestrahlungsalter 24 Std., Bestrahlungsdauer 90″. Rechts ist nur ein Flügel als Verschmelzungsprodukt von Vorder- und Hinterflügel ausgebildet.

Einschränkung der Regulationsfähigkeit, da nun auch die äussersten Beinglieder ausgeschaltet werden können, ohne dass sie durch Regulation wieder ergänzt werden können.

Die drei sicher rein imaginalen Defekte sind: einseitige

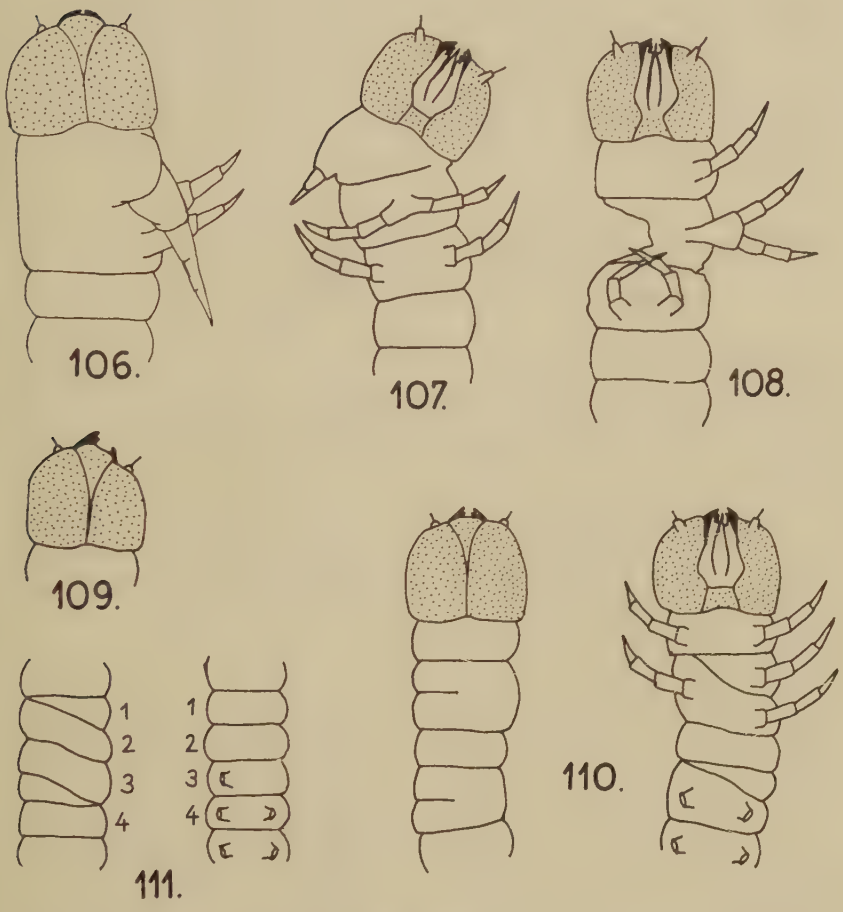


Abb. 106–111.

Larvale, im Stadium der schiffchenförmigen Keimanlage mit einer Bestrahlungsdosis von 8 Min. erzeugte Defekte. Alle diese Raupen waren schlüpffähig, doch konnten sie sich, mit Ausnahme der in Abbildung 111 dargestellten, nicht bis zur Verpuppung weiterentwickeln.

Abb. 106. — 93 *e* 4:	links-ventral	46–57%	Alter	20	Std.
„ 107. — 93 *e* 6:	ventral-rechts	44–55%	„	20	„
„ 108. — 93 *f* 3:	links	38–49%	„	20	„
„ 109. — 94 *d* 1:	rechts-dorsal	60–70%	„	24	„
„ 110. — 94 *f* 4:	ventral	40–50%	„	24	„
„ 111. — 93 *f* 5:	links-dorsal	42–51%	„	20	„

Unterdrückung eines Thorax-, eines Abdominalsegments und eines Lippentasters. Dass wir die beiden oben besprochenen Flügeldefekte, bei denen die Raupen nicht genau untersucht wurden, als rein imaginal zu betrachten haben, ist selbstverständlich. Wir finden also im Stadium der schiffchenförmigen Keimanlage l a r v a l nur U n t e r d r ü c k u n g e n , i m a g i n a l aber noch R e g u l a t i o n s l e i s t u n g e n der Flügel.

e) Keimstreifstadium,

29–72 Stunden nach der Eiablage.

Das Keimstreifstadium ist charakterisiert durch die Segmentierung, das vollkommene Einsinken der Keimanlage in den Dotter, die Einbuchtung von Stomo- und Proctodaeum, das Auswachsen der Beinanlagen zu Zäpfchen und die Bildung der Mitteldarmanlage.

243 zonenweise bestrahlte Eier ergaben 180 normale, 39 abnorme schlüpffähige Raupen und 154 Schmetterlinge, von denen 5 rein imaginale Defekte aufwiesen. Die Defekte betreffen meist die Beine und sollen im Folgenden aufgezählt werden. Zunächst die larvalen Defekte:

1) Ein Thoraxbein ist dreigliedrig, das Endglied ist unterdrückt (Abb. 112–114): 13 Raupen, von denen 4 starben und 9 sich zu vollkommen normalen Imagines entwickelten.

2) Ein Thoraxbein ist zweigliedrig, die beiden distalen Glieder sind unterdrückt (Abb. 115–117): 17 Raupen, von denen 6 eingingen und 11 sich zu normalen Imagines entwickelten.

3) Ein Thoraxbein ist eingliedrig, die drei distalen Glieder fehlen (Abb. 120): 2 Raupen, die beide das Puppenstadium nicht erreichen konnten.

4) Ein Thoraxbein nur als kleine Warze ausgebildet (Abb. 118 und 119): 2 Raupen, von denen eine starb, die andere aber eine völlig normale Imago ergab. Somit entwickelte sich die Imaginalanlage wohl unbehindert in jener Warze.

5) Ein Thoraxbein fehlt narbenlos: 2 Raupen, von denen eine starb, die andere aber eine Imago ergab, deren entsprechendes Bein vollkommen fehlte.

6) Ein Abdominalfüsschen fehlt: 1 Raupe, die sich zu einer normalen Imago entwickelte.

7) Einseitige Unterdrückung eines Abdominalsegmentes: 2 Raupen, die beide eingingen.

Auch die fünf rein imaginalen Defekte betreffen nur die Beine. Es sind fünf Doppelbildungen, die früher schon geschildert worden

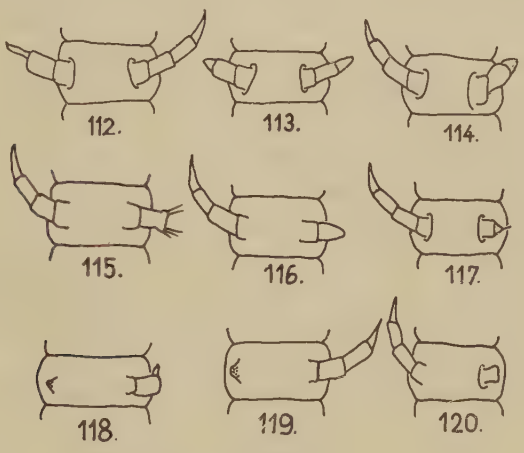


Abb. 112–120.

Durch Bestrahlung in Keimstreifstadien erzeugte larvale Beindefekte.

Abb. 112.	— 77 *e* 4:	ventral-rechts	55–64%	Dauer 2′	Alter 36	Std.
„ 113.	— 77 *e* 2:	ventral	51–61%	„ 2′	„ 36	„
„ 114.	— 74 *g* 7:	ventral-links	63–72%	„ 2′	„ 46	„
„ 115.	— 74 *c* 1:	ventral-links	47–58%	„ 4′	„ 46	„
„ 116.	— 74 *c* 2:	ventral	50–60%	„ 4′	„ 46	„
„ 117.	— 77 *f* 1:	ventral-links	50–60%	„ 4′	„ 36	„
„ 118.	— 77 *f* 1:	ventral-links	50–60%	„ 4′	„ 36	„
„ 119.	— 74 *c* 5:	ventral	55–64%	„ 4′	„ 46	„
„ 120.	— 74 *f* 3:	ventral	60–70%	„ 4′	„ 46	„

sind (vergl. Geigy und Lüscher 1942), und zwei Unterdrückungen von mehreren Beingliedern. Die Doppelbildungen bestehen in einer im Alter von 46 Stunden erzeugten Aufspaltung vom Femur an, einer im Alter von 48 Stunden erzeugten Verdopplung des Tarsus und einer im Alter von 60 Stunden erzeugten Aufspaltung der letzten zwei Tarsalglieder. Die Unterdrückungen bestehen im einen Fall in dem Fehlen eines ganzen Beins mit Ausnahme eines ganz kleinen, an Stelle der Coxa sitzenden, undefinierbaren Rudiments,

im andern Fall im Fehlen des Tarsus, der Tibia und eines Teils des Femur eines Beins.

Interessant ist nun, dass in zwei Fällen dieser imaginalen Beindefekte in dem vorausgehenden Larvenstadium ein larvaler Defekt des nächst vorderen Beins auftrat, dass also beispielsweise larval das zweite, imaginal aber das dritte Bein derselben Seite geschädigt war. In den Keimstreifstadien, in denen diese Fälle erreicht wurden, sind die larvalen Beine schon als ziemlich lange, schräg nach hinten gerichtete Zäpfchen zu erkennen (vergl. Abb. 11). Es ist nun leicht einzusehen, dass das Bestrahlungsfeld gleichzeitig über der Spitze der vorderen und über der Basis der hinteren Beinanlage liegen kann. Demnach können wir annehmen, dass schon in diesen frühembryonalen Stadien die imaginale Beinanlage in der Basis der Raupenbeinanlage liegt.

Dass im Keimstreifstadium keine Kopfdefekte und fast keine Segmentdefekte auftreten, erklärt sich ohne weiteres aus der Lage der Keimanlage im Ei. Sie ist in diesen Stadien fast vollkommen in Dotter eingebettet, und nur die Beine bleiben den Ultraviolettstrahlen zugänglich (vergl. Abb. 10 und 11).

Anhangsweise sei hier noch erwähnt, dass in älteren als 72 Stunden alten Stadien bestrahlte Eier im Allgemeinen keine Abnormitäten mehr ergaben, dass aber in einer im Alter von 96 Stunden bestrahlten Serie von 14 Eiern neben 13 normalen eine abnorme Raupe auftrat, die ein nur dreigliedriges Bein aufwies. Auffallenderweise war nun bei der daraus hervorgegangenen Imago der Tarsus des entsprechenden Beins auf drei Glieder verkürzt, es fehlten also zwei Tarsalglieder. Wir schliessen daraus, dass sich in diesem Stadium die imaginale Beinanlage auf die ganze Raupenbeinanlage erstreckt, wie das auch Bodenstein 1935 für junge Raupen von *Phryganidia* und *Vanessa* festgestellt hat, dass aber die imaginale Determination der Beine in diesem Stadium bereits abgeschlossen ist. Es soll noch gezeigt werden, dass die imaginale Determination der Beine wahrscheinlich während dem Keimstreifstadium vollzogen wird.

Betrachten wir nun nochmals die im Keimstreifstadium entstandenen larvalen Defekte. Die Beindefekte wirkten sich grösstenteils imaginal nicht aus. Das Larvenbein kann also fast vollkommen unterdrückt sein, so dass es nur als kleine Warze zu erkennen ist, ohne dass das imaginale Bein in irgend einer Weise geschädigt

wird. Fehlt aber das Larvenbein ganz, welcher Fall leider nur einmal bis zur Imago durchgezüchtet werden konnte, so fehlt auch das Imaginalbein vollkommen. Wir können somit annehmen: entweder, dass sich die Imaginalanlage hier im ersten Raupenbeinglied befindet, oder, dass sie sich auf das ganze Bein erstreckt, jedoch noch weitgehend regulationsfähig ist, sodass der Teil, der sich in der Basis der Raupenbeinanlage befindet, das ganze Imaginalbein ergänzen kann. Auf Grund der drei imaginalen Doppelbildungen wurde schon früher (Geigy und Lüscher 1942) die Vermutung ausgesprochen, dass sich innerhalb der (präsumptiven) Imaginalanlage eine Zone erhöhter Empfindlichkeit in distaler Richtung verschiebe, und dass dieser Vorgang als ein determinativer zu bewerten sei. Diese Vermutung soll heute noch durch zwei weitere Tatsachen gestützt werden: einmal, dass Bestrahlungsversuche in älteren als 60 Stunden alten Entwicklungsstadien keine Imaginaldoppelbildungen mehr ergaben, und ein Bestrahlungsversuch im Alter von 96 Stunden sogar zeigte, dass auch die letzten Beinglieder nicht mehr durch Regulation ergänzt werden; und dann, dass bei einem im Alter von 48 Stunden erzeugten rein imaginalen Beindefekt die Coxa und der Teil des Femur, die noch erhalten sind, nicht in der Lage waren, den Rest des Beins durch Regulation zu ergänzen. Nach unserer Annahme war die imaginale Beinanlage in diesem Stadium bereits bis in den distalen Teil der Tibia determiniert.

Wir stellen also abschliessend fest: im Keimstreifstadium ist die larvale Determination vollständig abgeschlossen, während imaginal gerade die Determination der Beine vollzogen wird.

In dieser Besprechung blieben 260 im Keimstreifstadium total bestrahlte Eier, deren Larven nicht genau genug untersucht wurden, um einen Irrtum auszuschliessen, unberücksichtigt. Sie ergaben 5 normale und 5 abnorme Imagines, deren Defekte durchwegs in einseitig unterdrückten Abdominalsegmenten bestanden (Abb. 78, 79 und 83). Von den 39 Raupen zeigten 10, die alle eingegangen sind, larvale Defekte, durchwegs Beine, die auf 1—2 Glieder reduziert waren.

VI. DAS ANLAGEMUSTER IM EI VON *TINEOLA*

Nachdem es einmal gelungen war, durch lokalisierte Bestrahlung der Eier larvale Defekte zu erzeugen, erschien es auch möglich, aus dem Endzustand der Embryonalentwicklung, aus der Lage des Defekts in der Raupe auf die prospektive Bedeutung der bestrahlten Bezirke zu schliessen. Dadurch war die Möglichkeit gegeben, mit Hilfe vieler Defekte ein möglichst vollständiges Anlagemuster im Blastodermstadium zu entwerfen.

Es ist leicht verständlich, dass mit der verhältnismässig groben Bestrahlungsmethode kein sehr genaues Anlagemuster erstellt werden konnte. Es wurden keine kleineren Bezirke als 1/10 der Eilänge bestrahlt, und in der Breite konnte überhaupt keine Einschränkung der Bestrahlungszone erreicht werden. Für genauere Untersuchungen in dieser Richtung wäre der TSCHACHOTIN'sche Strahlenstichapparat, wie ihn SEIDEL (1935) für die Erforschung des Anlagenplanes von *Platycnemis* benützte, unerlässlich.

Da es wünschenswert erschien, möglichst viele Defekte zu erhalten, und da die Lebensfähigkeit der Larven für diese Untersuchungen ohne Bedeutung war, wurden die acht für die Ermittlung des Anlagenplanes bestimmten Serien mit der starken Dosis von 8 Minuten bestrahlt. Die Embryonen, die dann den schlüpffähigen Zustand nicht erreichen konnten, wurden zur Untersuchung aus der Eihülle herausgelöst. Es wurden 683 Eier in den Altern von 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20 und 24 Stunden (frühes Blastoderm bis schiffchenförmige Keimanlage) bestrahlt. Das Ergebnis war zahlenmässig befriedigend, indem neben 352 normalen Raupen 78 abnorme aus den Eiern hervorgingen. Von den 253 Embryonen, die nicht schlüpfen konnten, zeigten 174 Defekte. Zur Analyse standen mir also neben den Resultaten aus früheren Bestrahlungsserien 252 abnorme Individuen zur Verfügung.

Bei der Untersuchung dieser Raupen und besonders der Embryonen zeigte sich nun aber, dass die durch diese starken Bestrahlungsdosen bei gleicher Strahlenfeldgrösse erzeugten Defekte im allgemeinen viel ausgedehntere Organbezirke der Raupen betrafen als nach den früheren, mit schwachen Dosen erzielten Defekten zu erwarten war. Hier muss allerdings betont werden, dass bei diesen

Tabelle 1.

Ergebnisse verschiedener Bestrahlungszeiten im grosszelligen Blastoderm von 10 Std. bei einer Bestrahlungszone von 50–60% auf der Ventralseite.

Bestrahlungsdauer			
1½ Min.	2 Min.	4 Min.	8 Min.
73 *b* 3 Raupe normal.	59 *f* 10 Raupe normal.	67 *e* 1 nicht geschlüpft. Embryo ?	88 *f* 3 Embryo. Maxillen und Labium fehlen.
73 *b* 4 Zweites linkes Bein fehlt.		67 *e* 5 Raupe normal.	88 *f* 4 Embryo. Thoraxsegment 2 fehlt rechts, links Doppelbein, Thoraxsegment 3 fehlt, Abdomensegmente 1/2 fehlen rechts. (Abb. 55.)
73 *c* 1 Abdomensegment 1 fehlt links.		67 *e* 10 Abdomensegment 1 dorsal unterbrochen.	88 *f* 6 Embryo. Maxille, Labium und Thoraxsegmente 1–3 fehlen links.
73 *c* 6 Raupe normal.			88 *f* 7 Embryo. Thoraxsegment 2 ohne Beine, Thoraxsegment 3 trägt dreifaches Bein. (Abb. 57.)
73 *c* 8 Raupe normal.			88 *f* 9 Embryo. Drittes Beinpaar fehlt, Thoraxsegment 3 bis Abdomensegment 7 angeschwollen. (Abb. 58.)
73 *d* 3 nicht geschlüpft. Embryo ?			88 *f* 10 Embryo. Zweites und drittes linkes Bein fehlen.
73 *d* 7 Raupe normal.			

Tabelle 2.

Ergebnisse verschiedener Bestrahlungszeiten im mittleren Blastodermstadium von 12 Std. bei einer Bestrahlungszone von 40–50% auf der Ventralseite.

Bestrahlungsdauer			
1½ Min.	2 Min.	4 Min.	8 Min.
71 *f* 1 normale Raupe.	57 *e* 1 nicht geschlüpft. Embryo ?	63 *f* 1 Doppelbildung am zweiten linken Bein. (Abb. 63.)	89 *g* 2 Embryo. Rechtsseitig fehlen alle Thoraxbeine.
71 *f* 6 normale Raupe.	57 *e* 3 nicht geschlüpft. Embryo ?	63 *f* 2 Thoraxsegmente 2–3 schraubenartig. Abdomensegment 1 fehlt.	89 *g* 6 Embryo. Alle Thoraxbeine fehlen. Thoraxsegment 2– Abdomensegment 4 kaum ausgebildet.
71 *g* 4 normale Raupe.	57 *e* 6 Drittes rechtes Bein fehlt.	63 *f* 3 Thoraxsegment 3 und Abdomensegmente 1 & 2 ventral unterbrochen.	89 *g* 9 Embryo. Doppelbildung von Abdomensegment 6 an. (Abb. 61.)
71 *g* 5 drittes linkes Bein nur dreigliedrig.	57 *f* 5 Abdomensegmente 1–3 links stark angeschwollen.	63 *f* 8 normale Raupe.	
71 *g* 7 normale Raupe.	66 *f* 6 nicht geschlüpft. Embryo ?		
	66 *f* 7 nicht geschlüpft. Embryo ?		

früheren Serien die nicht schlüpffähigen Embryonen gar nicht untersucht wurden, dass diese also möglicherweise auch umfangreichere Defekte erlitten haben. Es zeigen ausserdem die bei gleicher Bestrahlungsart erreichten Defektbildungen grosse Verschiedenheit. Diese Tatsachen sind am besten aus den Tabellen 1—3 zu ersehen, in denen die Ergebnisse der in gleicher Weise, aber mit verschie-

Tabelle 3.

Ergebnisse verschiedener Bestrahlungszeiten im mittleren Blastodermstadium von 12 Std. bei einer Bestrahlungszone von 60–70% auf der Ventralseite.

Bestrahlungsdauer				
1 Min.	1½ Min.	2 Min.	4 Min.	8 Min.
68 *e* 5 normale Raupe.	71 *b* 4 normale Raupe.	57 *c* 3 rechte Mandibel und Maxille fehlen.	63 *d* 8 nicht geschlüpft. Embryo ?	89 *e* 6 normale Raupe.
68 *f* 2 normale Raupe.	71 *b* 6 normale Raupe.	57 *c* 10 normale Raupe.	63 *d* 9 Kopfkapsel links angeschwollen.	89 *e* 8 Embryo. Maxillen und Labium fehlen.
				89 *e* 9 Embryo. Ganze rechte Kopfhälfte fehlt.

denen Dosen bestrahlten Eier zusammengestellt sind. Es ergibt sich also eine Relation zwischen der Stärke der Bestrahlungsdosis und der Ausdehnung des erreichten Defekts.

Es wurde nun versucht, die Bezirke, in denen einzelne Organe geschädigt werden können, auf der Eioberfläche abzugrenzen. Die Abb. 121 zeigt ein Ei von der Ventralseite im Alter von 10 Stunden. Auf ihm

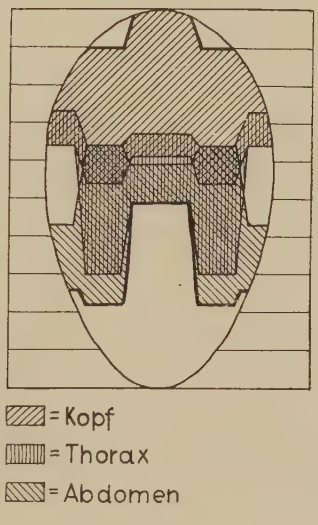


Abb. 121.

Anlagemuster der Ventralseite im Blastodermstadium vom Alter 10 Std. Alle Bestrahlungsorte, wo Kopf-, Thorax- und Abdomendefekte erzielt werden konnten, wurden für die Entwerfung dieses Planes berücksichtigt. Daraus resultiert, dass sich die Anlagebezirke stark überdecken.

sind die Bezirke, in denen Kopf-, Thorax- und Abdominaldefekte erzielt werden können, eingezeichnet. Es zeigt sich, dass diese Flächen recht unregelmässig gestaltet sind und sich ausserordentlich stark überschneiden. Thorax und Abdomen überdecken sich überhaupt grösstenteils und an zwei Stellen ist es möglich, Kopf-, Thorax- und Abdomendefekte zu erzeugen. Dies kann nun in einem Ei vom sog. Mosaiktypus der Wirklichkeit kaum entsprechen, und wir müssen uns zunächst einmal fragen, woher einerseits die grosse Ausdehnung der Defektbereiche bei Anwendung starker Bestrahlungsdosen und andrerseits die grosse Verschiedenheit in den bei gleicher Bestrahlungsart betroffenen Larvenorganen kommt. Man vergleiche in Tabelle 1 die gleich behandelten Tiere 88 *f* 3 und 88 *f* 9 (Kolonne rechts): im einen Fall fehlen Maxillen und Labium, im andern ist fast das ganze Abdomen abnorm. Ähnliche Abdominaldefekte sind ebensogut auch durch Bestrahlung einer 30%-Teilstriche weiter hinten im Ei liegenden Zone erzielbar (vergl. Abb. 121).

Es ist anzunehmen, dass bei langer Bestrahlungsdauer die Schädigung grösser wird, dass die Heilung der „Wunde" erschwert ist, und dass eventuelle Regulationsleistungen unterbleiben können. Damit ist wohl erklärt das häufigere Auftreten von Defekten, nicht aber ihre grosse Ausdehnung und ihre Verschiedenheit. Es sollen nun nachfolgend die möglichen Fehlerquellen besprochen werden. Bis jetzt konnte jedoch nicht festgestellt werden, in welchem Masse jede einzelne an dem Zustandekommen unserer Resultate beteiligt ist.

1. Die Abstrahlung in benachbarte Organregionen. — Bei jeder Bestrahlung (vergl. Abb. 2) werden neben den direkten Strahlen auch indirekte, schwächere Strahlenbündel schräg einfallen, die bei den langen Bestrahlungszeiten auch noch eine schädigende Wirkung auf die benachbarten Eiregionen haben können. Auch ist wohl anzunehmen, dass die direkten Strahlen an den mannigfachen Strukturen sowohl an der Oberfläche, als auch im Innern des Eis, an der Blastodermschicht und eventuell auch noch an Dotterkörnchen, nach allen Richtungen reflektiert werden können und so ebenfalls die benachbarten Bezirke, wenn auch in weit schwächerem Masse, zu schädigen vermögen.

2. Die sekundäre Beeinflussung benachbarter Organregionen durch die durch Ultraviolettbestrahlung geschädigten oder gar abgetöteten Eibereiche. Auch sie spielt wohl eine gewisse Rolle. Man kann sich sehr wohl vorstellen, dass in den geschädigten Teilen gewisse Giftstoffe gebildet werden, die dann ihrerseits auf die umliegenden Bezirke einwirken. Andrerseits wäre auch denkbar, dass ein vorhandener, für die Ausbildung gewisser Organe unerlässlicher Stoff, etwa ein Differenzierungsagens, das später noch die Aufgabe gehabt hätte, in weiter vorn oder hinten gelegenen Eibezirken seine Wirkung auszuüben, stark geschädigt werden kann. Die sekundäre Beeinflussung scheint zusammen mit der Abstrahlung für die grosse Ausdehnung der Defekte verantwortlich zu sein. Beide werden sich von der bestrahlten Stelle aus gleichmässig nach allen Richtungen auswirken, sodass wir, um diese Fehler richtig zu berücksichtigen, bei den ausgedehnten Defekten nur die Mitte des Defektbereichs für die Entwerfung des Anlagenplanes in Betracht ziehen dürfen, wie es in der Tabelle 5 bei der Berechnung der Durchschnittswerte in der Kolonne B durchgeführt wurde.

3. Die individuelle Variation. — Sie ist vermutlich sehr gross, wie ja auch die äussere Eiform und -grösse ausserordentlich variiert. Sie drückt sich aus in der grossen Verschiedenheit der bei gleicher Bestrahlungsart erzeugten Defekte. Die ausserordentlich grosse Variation in der Verteilung der Anlagen auf der Oberfläche des Blastoderms macht es vollkommen unmöglich, ein für jedes Ei auch nur annähernd gültiges Anlagenmuster zu erstellen. Wenn wir die Variation in erster Linie berücksichtigen, wird es uns am besten gelingen, unserem Ziele nahezukommen, wenn wir aus den erhaltenen Defekten für die Lage der einzelnen Organanlagen Durchschnittswerte errechnen, wie dies in Tabelle 5, Kolonne A, geschehen ist. Auf diese Weise werden wir wenigstens in groben Zügen den Anlagenplan des Durchschnittseis erhalten. Genau würde dieser Durchschnittsanlagenplan nur, wenn uns sehr viel mehr Resultate zur Auswertung zur Verfügung stehen würden. Dieser Anlagenplan hat dann leider nur theoretisches Interesse, weil man sich praktisch nicht auf ihn verlassen kann, wenn man nicht mit ungeheuer grossen Zahlen arbeitet. Die individuelle Variation in bezug auf das Anlagenmuster wurde auch von Seidel (1935)

Tabelle 4.

Serie 88. — Bestrahlungsalter 10 Std.

	Durchschnitt	Dorsal	Lateral	Ventral
Kopfkapsel	80,8% (67–100)		*b* 5 91–100 *c* 3 80–90 *c* 9 80–90 *d* 2 72–81 *d* 4 69–80	*b* 7 90–100 *c* 7 80–90 *c* 10 80–90 *d* 1 67–78 *d* 3 72–81 *d* 8 68–79 *e* 9 61–71
Labrum	84,8% (83–87)	*c* 8 79–90	*c* 3 80–90	*c* 10 80–90
Antenne	80,9% (79–83)		*b* 5 91–100 *c* 4 81–91 *c* 9 80–90 *d* 2 72–82 *e* 10 61–71	*b* 7 90–100 *c* 7 80–90 *c* 10 80–90 *d* 3 72–81 *d* 8 68–79 *e* 9 61–71
Mandibel	75,8% (74–79)	*e* 4 60–70	*b* 5 91–100 *c* 9 80–100 *d* 4 69–80 *d* 9 68–78 *e* 2 59–69 *e* 3 62–72 *e* 5 64–73	*b* 7 90–100 *c* 7 80–90 *c* 10 80–90 *d* 1 67–78 *d* 3 72–81 *d* 8 68–79 *e* 1 62–72 *e* 9 61–71
Maxille	73,3% (72–74)	*e* 4 60–70	*d* 4 69–80 *e* 5 64–73 *i* 8 64–73	*b* 7 90–100 *c* 7 80–90 *c* 10 80–90 *d* 8 68–79 *e* 1 62–72 *e* 9 61–71 *f* 3 54–63
Labium	70,7% (67–72)		*i* 8 64–73	*c* 10 80–90 *f* 3 54–63
Thorax I	61,2% (60–67)		*i* 8 64–73	*f* 6 49–59
Thorax II	56,2% (55–60)	*h* 4 36–45	*i* 8 64–73	*f* 4 55–64 *f* 6 49–59 *f* 7 50–60 *f* 8 46–58 *f* 9 49–59 *f* 10 55–64 *g* 6 57–67

Tabelle 4 *(Fortsetzung).*

	Durchschnitt	Dorsal	Lateral	Ventral
Thorax III	53,3% (52–55)	*h* 4 36–45	*f* 5 46–58 *i* 8 64–73	*f* 4 55–64 *f* 6 49–59 *f* 7 50–60 *f* 8 46–58 *f* 9 49–59 *f* 10 55–64 *g* 4 43–52 *g* 6 57–67 *h* 5 30–40
Abdomen 1	47,8%	*h* 4 36–45	*h* 3 33–43	*f* 4 55–64 *f* 9 49–59 *f* 10 55–64 *g* 4 43–52
Abdomen 2	46,2%	*h* 4 36–45		*f* 4 55–64 *f* 9 49–59 *f* 10 55–64 *g* 4 43–52 *h* 5 30–40 *h* 9 22–33
Abdomen 3	42,3%	*h* 4 36–45		*f* 9 49–59 *f* 10 55–64 *g* 4 43–52 *h* 1 26–37 *h* 5 30–40 *h* 9 22–33
Abdomen 4	42,3%	*h* 4 36–45		*f* 9 49–59 *f* 10 55–64 *g* 4 43–52 *h* 1 26–37 *h* 5 30–40 *h* 9 22–33
Abdomen 5	42,4%	*h* 4 36–45 *i* 1 20–30	*f* 5 46–58	*f* 9 49–59 *f* 10 55–64 *h* 1 26–37 *h* 5 30–40
Abdomen 6	47,2% ! !	*h* 4 36–45		*f* 9 49–59 *f* 10 55–64 *h* 5 30–40
Abdomen 7	37,8%	*h* 4 36–45		*h* 5 30–40
Abdomen 8	36,2%	*h* 4 36–45	*h* 8 28–38	*h* 5 30–40
Abdomen 9	33,2%		*h* 7 26–37	*h* 5 30–40
Abdomen 1–9	40,5% (33–52)			

für *Platycnemis* festgestellt, doch sind merkwürdigerweise die Schwankungen bei diesem regulativen Eitypus viel geringer.

4. Die Regulation. — Selbstverständlich müssen bei Anwendung der Defektmethode alle diejenigen Organe, die nach dem Eingriff durch Regulation wieder ergänzt werden können, unserer Beobachtung entgehen. Dies betrifft im Blastodermstadium in erster Linie die letzten Abdominalsegmente und die Beine (vergl. Kapitel V *b*). Es ist deshalb sehr schwer, wenn nicht unmöglich, die hintere Grenze der Keimanlage im Blastodermstadium festzustellen. Über die prospektive Bedeutung der noch regulationsfähigen Eibezirke könnte nur eine Vitalfärbemethode (im Sinne von Vogt), die jedoch bis jetzt an Insekteneiern nicht angewendet werden konnte, Aufschluss geben. Die Fehler, die durch Regulationsleistungen entstehen, werden sich in zu schwachen Defekten oder im Ausbleiben derselben äussern, niemals aber ausgedehntere Defekte ergeben. Sie sind also für die in unserem Falle meist zu grossen Defekte jedenfalls nicht mitverantwortlich.

Werden nun alle aus den erhaltenen Defekten geschlossenen Organanlagen getreulich auf einer Eioberfläche eingezeichnet, so entsteht ein unentwirrbares Durcheinander. Schon Abb. 121 gibt einen Begriff, wie die Organanlagen dann übereinandergreifen werden, wo doch nur die drei Haupt-Körperabschnitte eingetragen sind. Noch eindrucksvoller zeigt sich diese Tatsache, wenn wir in Tabelle 4 die Ausdehnung der einzelnen Organanlagen vergleichen. So bedeckt die Antennenanlage die Fläche von 61–100%-Teilstrichen, die Maxillenanlage gar erstreckt sich fast über die ganze Eihälfte von 54–100%-Teilstrichen. Die Anlage des 4. Abdominalsegmentes erstreckt sich von %-Teilstrich 22 bis 64. Es ist nun aber anzunehmen, dass diese grosse Ausdehnung der präsumptiven Organanlagen nicht der Wirklichkeit entspricht; denn sonst müssten auch schwache Bestrahlungsdosen sehr ausgedehnte Defekte ergeben; sie wird vielmehr nur vorgetäuscht infolge der enormen individuellen Variabilität. Deshalb ist es nur möglich, einen Anlagenplan mit Hilfe von Durchschnittswerten zu entwerfen. Die Defekte können nach zwei Methoden ausgewertet werden (vergl. Tabelle 5). Wenn als Fehlerquelle die Variabilität überwiegt, so müssen wir die Defekte in ihrer ganzen Ausdehnung berücksichtigen und für jede Organanlage ihre durchschnittliche Lage ermit-

Tabelle 5.

Vergleich der Durchschnittswerte für die Lage der verschiedenen Organanlagen bei Anwendung der verschiedenen Auswertemethoden.
Die Zahlen bedeuten %-Teilstriche.

Serie 88. — Bestrahlungsalter 10 Std. (vergl. Tabelle 4).

	A Die Defekte wurden in ihrer ganzen Ausdehnung berücksichtigt.	B Nur die Mitte des entstandenen Defekts wurde berücksichtigt.
Kopfkapsel	80,8	95,5
Labrum	84,8	85
Antenne	80,9	80,8
Mandibel	75,8	73,4
Maxille	73,3	59 ! !
Labium	70,7	68
Thorax I	61,2	57
Thorax II	56,2	53,5
Thorax III	53,3	58 !
Abdomen 1	47,8	50
Abdomen 2	46,2	44
Abdomen 3	42,3	31
Abdomen 4	42,3	31
Abdomen 5	42,4	25 ! !
Abdomen 6	47,2 !	—
Abdomen 7	37,8	—
Abdomen 8	36,2	33
Abdomen 9	33,2	31

teln, wie dies in der Tabelle 4 durchgeführt worden ist (Tabelle 5, Kolonne A). Überwiegen aber in ihrer Wirkung als Fehlerquellen die Abstrahlung und die sekundäre Beeinflussung, die sich, wie wir

gesehen haben, vom betroffenen Organ aus gleichmässig nach allen Richtungen hin auswirken, so dürfen wir jeweils nur die Mitte des erzeugten Defekts berücksichtigen (Tabelle 5, Kolonne B). Betrifft also beispielsweise der Defekt die Maxille, das Labium und das erste Thoraxsegment, so nehmen wir an, dass nur das Labium durch die direkten Strahlen getroffen worden ist.

Die nach diesen beiden Methoden der Auswertung gefundenen Werte sind für die Serie 88 vom Bestrahlungsalter 10 Stunden in Tabelle 5 zusammengestellt worden. Im Grossen und Ganzen stimmen die Resultate überein, doch zeigt sich, dass bei der Methode B grosse Unregelmässigkeiten vorkommen. Beispielsweise müsste darnach die Maxille hinter dem Labium, das dritte Thoraxsegment vor dem ersten, und das fünfte Abdominalsegment hinter dem letzten, neunten liegen. Nach der Methode A werden die Werte regelmässiger, die einzelnen Organanlagen kommen, mit einer Ausnahme (Abdominalsegment 6), in der richtigen Reihenfolge hintereinander zu liegen. Auch in den andern Serien waren die nach der Methode A gefundenen Werte regelmässiger, weshalb diese Methode zur Entwerfung des Anlagenplanes in Abb. 122 Verwendung fand. Damit ist nun aber nicht etwa bewiesen, dass die Abstrahlung und die sekundäre Beeinflussung keine Bedeutung haben (ohne sie wären ja die ausgedehnten Defekte gar nicht erklärbar); denn trotz den ungünstigen Resultaten bleibt die Methode B, sofern das zur Verfügung stehende Zahlenmaterial umfangreich genug ist, unbedingt die Zuverlässigere; denn sie berücksichtigt ja auch die Variabilität. In unserem Falle aber war das Zahlenmaterial viel zu klein. Während jeder Defekt nach der Methode B nur zur Berechnung einer einzigen Organanlage dient, findet er nach der Methode A fast immer zur Ermittlung der Lage mehrerer Anlagen Verwendung. So kommt es, dass wir bei Anwendung der Methode A ein weit grösseres Zahlenmaterial zur Verfügung haben und daraus erklärt sich auch die grössere Regelmässigkeit und damit in unserem Falle auch die grössere Zuverlässigkeit der Resultate.

Zur Ermittlung der Durchschnittswerte für den in Abb. 122 dargestellten Anlagenplan dienten alle Versuche, also die Ergebnisse der ventral, lateral und dorsal bestrahlten Eier, da sonst viel zu wenig Resultate vorhanden wären. Da weitaus die meisten Eier, die Defekte ergaben, lateral und besonders ventral bestrahlt waren, mag der Plan hauptsächlich für die Ventralseite Gültigkeit haben.

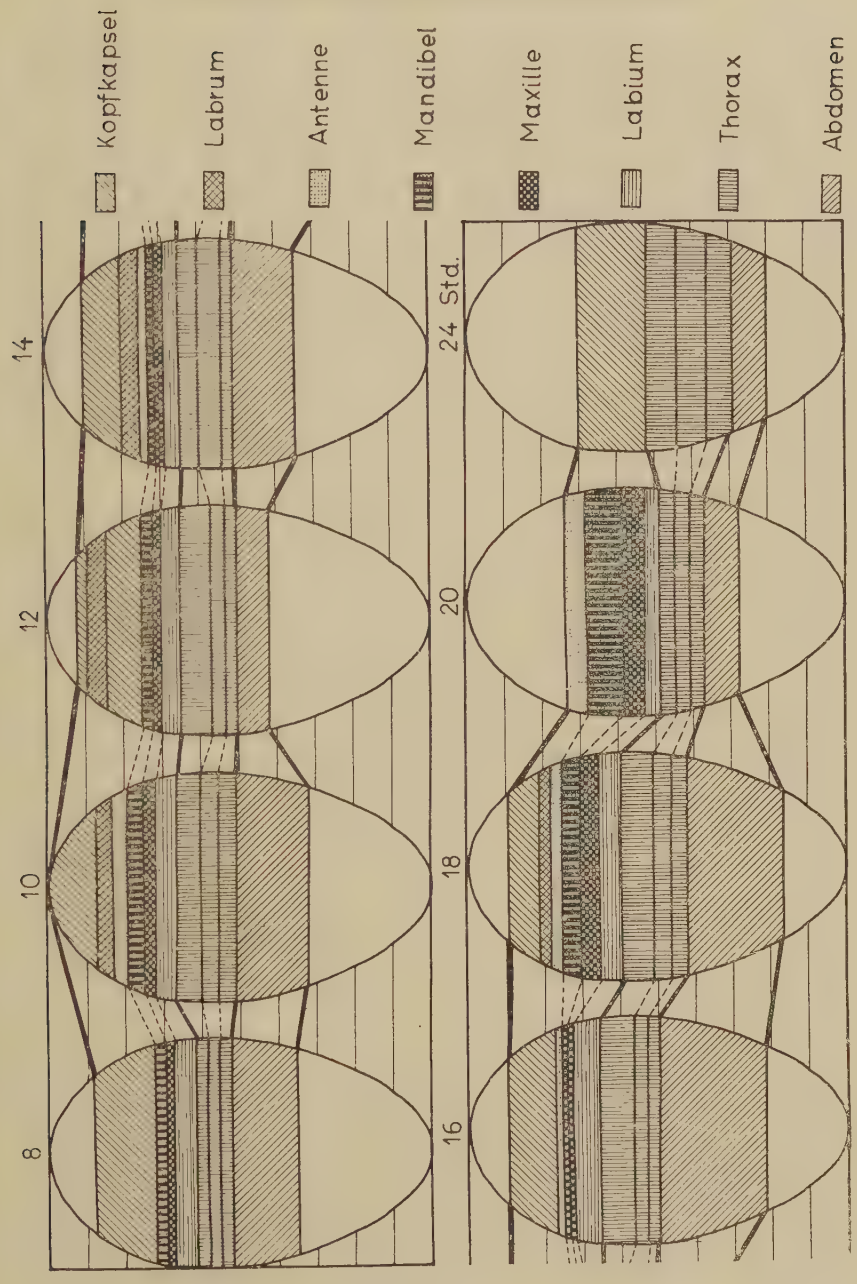


Abb. 122.

Das Anlagemuster im jungen Keim von *Tineola biselliella* im Alter von 8–24 Std., in Ventralansicht.

Die dorsal bestrahlten Eier ergaben erwartungsgemäss in den wenigsten Fällen Defekte, sodass angenommen werden kann, dass auf der Dorsalseite keine wichtigen Organanlagen liegen.

In Abb. 122 ist die vordere Grenze der Keimanlage die vorderste Stelle, an der noch Kopfkapsel- oder andere Kopfdefekte erzeugt werden konnten. Die hintere Grenze der Keimanlage entspricht dem Durchschnittswert für das letzte Abdominalsegment. Die Grenzen der einzelnen Organregionen wurden in der Mitte zwischen den Durchschnittswerten für die Organanlagen gezogen. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, dass es sich in den einzelnen Fällen um scharfe Grenzen handelt; es ist wohl möglich, dass die einzelnen Regionen sich teilweise überschneiden, oder dass sie, wenigstens in jungen Stadien, in einander übergehen.

Was die in den Schemata der Abb. 122 leergelassenen Zonen betrifft, so ist entweder deren Bedeutung nicht auf diesem Wege ergründbar, oder aber es handelt sich um extraembryonales Blastoderm, das später zur Bildung der embryonalen Hüllen Verwendung findet. In den späteren Stadien (16–24 Stunden) entsprechen diesen leeren Zonen keine Teile der Keimanlage, wie schon aus Kapitel III*a* hervorgeht.

Als Gesamtüberblick über unsere Versuchsergebnisse liegt nun Abb. 122 vor, aus der wir folgende Resultate ablesen können: Die Keimanlage hat im Alter von 8 Stunden die Ausdehnung von %-Teilstrich 34–88, sie dehnt sich dann nach vorn und hinten aus und erstreckt sich im Alter von 10 Stunden von %-Teilstrich 33–100; dann zieht sie sich zusammen und erreicht im Alter von 12 Stunden ein Minimum an Ausdehnung (42–92%). Sodann dehnt sie sich langsam aber stetig besonders nach hinten aus, was einem Längenwachstum gleichkommt. Die scheinbare Verkürzung im Alter von 20 und 24 Stunden beruht nur auf dem Einsinken der vorderen und hinteren Teile der Keimanlage in den Dotter. Tatsächlich werden hier die einzelnen Organbezirke (Thoraxsegmente) ganz besonders in die Länge gezogen. Dass im Alter von 20 Stunden keine Kopfkapsel-, im Alter von 24 Stunden keine Mundgliedmassendefekte vorkamen, ist wohl ein Zufall. Immerhin kann angenommen werden, dass in diesem letzteren Stadium bereits die Anlagen von Labrum, Antennen und Mandibeln gegen die Dorsalseite zu eingesunken sind und deshalb nicht mehr geschädigt werden können. Im Zusammenhang mit dem Längenwachstum der

ganzen Keimanlage verschiebt sich der Thorax von der 12. Stunde an nach hinten; ebenso das Abdomen, bis schliesslich im Alter von 20 Stunden der hintere Teil desselben in den Dotter einsinkt.

Ob die Konzentrierung der Keimanlage im Alter von 12 Stunden und ihre nachherige Wiederausdehnung auf Bewegungsvorgänge der Blastodermzellen zurückgeführt werden kann, ist einstweilen noch nicht festgestellt worden. Möglicherweise handelt es sich um eine Zusammenscharung der Blastodermzellen nach einem (für *Tineola* noch nicht nachgewiesenen) Differenzierungszentrum (an der Grenze zwischen Kopf und erstem Thoraxsegment ?) hin, wie sie Seidel an *Platycnemis* beobachten konnte (1932, 1933 und 1935). Allerdings würde es sich im Vergleich zu *Platycnemis* nur um eine Andeutung einer Zusammenscharung handeln; denn wir haben es hier mit einem ganz andern Eitypus; mit einem Langkeim, dessen Längsachse mit der Längsachse des Eis übereinstimmt, zu tun. Die Keimanlage ist verhältnismässig lang, sie misst jeweils mindestens die Hälfte der Eilänge, und es erfolgt keine Blastokinese wie bei *Platycnemis*.

Es scheint, dass im jungen Blastodermstadium bei *Platycnemis* die Verteilung der Anlagen ähnlich ist wie bei *Tineola*, wenn auch die ganze Keimanlage mehr im hinteren Teil des Eis liegt. Später aber verschiebt sich die Keimanlage von *Platycnemis* durch Bewegungsvorgänge der Blastodermzellen stark nach hinten, während die Lage der Anlage bei *Tineola* im Grossen und Ganzen erhalten bleibt.

VII. DISKUSSION DER RESULTATE

Die hier geschilderten larvalen und imaginalen Defekte, die durch Ultraviolett-Bestrahlung in frühen Embryonalstadien erzielt werden konnten, stellen uns vor zwei Probleme. Das eine ist das teratogenetische, das sich mit der Frage nach der Entstehung der Defekte befasst. Das zweite, das Determinationsproblem, soll sich mit der Frage befassen, ob und in wie weit unsere Versuchsresultate Aufschlüsse über das Determinationsgeschehen im Ei der Kleidermotte geben können.

a) Die Genese der Defekte nach der Bestrahlung.

Es interessiert zunächst die unmittelbare Wirkung der Ultraviolettstrahlen auf die Eistruktur, die nur durch histologische Untersuchungen bestrahlter Eier studiert werden kann. Histologische Untersuchungen in dieser Richtung bieten aber gewisse Schwierigkeiten. Vor allem konnte in den Schnittserien meist nicht mit Sicherheit die bestrahlte Stelle gefunden werden; denn abge-

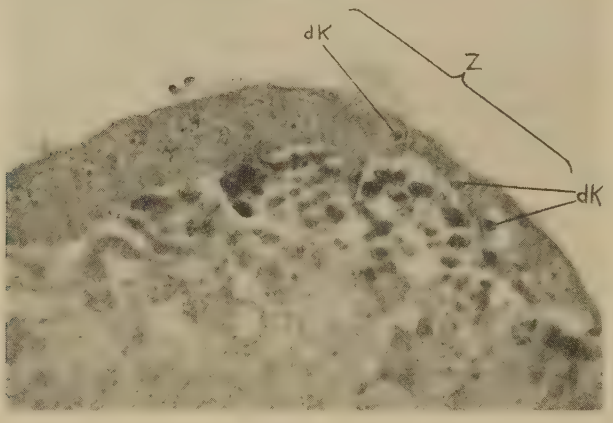


Abb. 123.

Schnitt durch ein im Alter von 12 Std. mit einer Dosis von 10 Min. bestrahltes Ei, 12 Stunden nach der Bestrahlung. Am Rand der schiffchenförmigen Keimanlage drei degenerierende Kerne (*dK*). Unmittelbar unter der bestrahlten Zone *Z* sind die Dotterkörner stark gefärbt. Färbung Delafield's Hämatoxylin.

sehen davon, dass es nicht leicht gelingt, Farbmarken auf dem Chorion bis in den Schnitt zu konservieren, könnte man sich doch nicht auf sie verlassen. Der Eiinhalt schrumpft nach dem Fixieren mehr als das harte Chorion und löst sich deshalb von diesem etwas ab. Es wäre sogar denkbar, dass sich das Ei in gewissen Fällen innerhalb des Chorions um seine Längsachse drehen konnte.

Die histologischen Untersuchungen sind noch nicht abgeschlossen. Bisher wurden lediglich im Blastodermstadium mit einer Dosis von 10 Minuten bestrahlte Eier fixiert. Dabei wurde als einzige, mit Sicherheit der Bestrahlung zuzuschreibende Wirkung etwa 12 Stunden nach der Bestrahlung unter Umständen eine Degeneration von einzelnen Kernen festgestellt. Es muss aber betont werden, dass in

der gleichen Bestrahlungsserie in hohem Prozentsatz durchaus keine Wirkung beobachtet werden konnte. Dies erklärt die in allen Versuchsserien aufgetretene grosse Zahl von Normaltieren. Bei diesen hat sich also die Bestrahlung gar nicht ausgewirkt (vielleicht, weil die Strahlen abreflektiert worden sind) und sie sind jedenfalls nicht als Regulationsleistungen zu deuten. Die sichtbare Degeneration der Kerne (Abb. 123) besteht darin, dass sich das Chromatin zu einem grossen stark färbbaren Klumpen zusammenballt. Das weitere Schicksal dieser pyknotischen Kerne konnte nicht mehr verfolgt werden, doch scheint es, dass in einigen Fällen später ganze Zellen vom Verband der Keimanlage losgelöst wurden und im Dotter liegen blieben.

Die Veränderungen des Plasmas nach der Bestrahlung sind schwieriger festzustellen. Es kann in der bestrahlten Zone etwas stärker färbbar sein. Dass aber die Veränderungen des Plasmas wahrscheinlich die primäre Erscheinung sind, zeigen die Bestrahlungsversuche in Keimhautblastemstadien. Durch diese Bestrahlungen konnten ganze larvale Organregionen ausgeschaltet werden. Dies beweist, dass diese Organregionen schon im Keimhautblastem, also im Plasma, festgelegt waren. In diesem Stadium konnten die Furchungskerne, die wohl noch isopotent sind (vergl. Maschlanka 1938), durch die Ultraviolettstrahlen gar nicht erreicht werden; denn es ist ja eine allgemeine Erscheinung, dass der Dotter sehr viel Ultraviolett absorbiert, sodass unsere schwachen Dosen wohl nicht eindringen konnten.

Wenn es einmal gelingen sollte, durch eine genau festgelegte Bestrahlungsweise einen ganz bestimmten Defekt mit Sicherheit zu erzeugen, dann müsste es auch möglich sein, die Entstehung dieses Defektes von Anfang an und in allen Entwicklungsphasen histologisch zu verfolgen. Mit unserer Methode aber bleibt die Erzeugung der Defekte doch immer noch mehr oder weniger dem Zufall überlassen; denn bei gleicher Bestrahlungsart können verschiedenste Defekte larvaler oder imaginaler Art und in hohem Prozentsatz normale Individuen entstehen.

Es sollte allerdings möglich sein, unserem Ziele näher zu kommen, durch Anwendung stärkerer Dosen und vielleicht auch mit Hilfe anderer, für Plasmastrukturen besser geeigneter Färbemethoden. Solche Untersuchungen sind bereits in Aussicht genommen. Einstweilen aber müssen wir uns mit den bisherigen Ergebnissen be-

gnügen, und es soll nun im Folgenden untersucht werden, wie weit die Entstehung der Defekte damit erklärbar wird.

Wir nehmen also an, dass die Wirkung in einer allmählichen Degeneration und eventuell in einem späteren Absterben der betroffenen Zellen oder Plasmateile besteht. Mit dieser Annahme erklärt sich nun ein Teil der erzeugten Defekte ohne weiteres. So vor allem alle larvalen Unterdrückungen. Dass bei den meisten Thorax- und Abdominaldefekten der ganze Körper lückenlos mit einer Haut überzogen ist, zeigt, dass die betroffenen Teile hier wohl nicht abgestorben sind, sondern dass ihnen wahrscheinlich nur weitere Wachstums- oder Entwicklungspotenzen entzogen worden sind (vergl. Abb. 43, 55, 56, 66–69). Nur bei wenigen, meist im Keimhautblastemstadium erzeugten Defekten ist an die Stelle der fehlenden Körperpartien eine Masse äusserlich undifferenzierten Gewebes getreten, oder die Stelle ist offen geblieben (vergl. Abb. 46, 48–50). In diesen Fällen müssen wir annehmen, dass die entsprechenden Teile embryonalen Plasmas zu Grunde gegangen sind.

Die larvalen Doppelbildungen sind nur dann zu erklären, wenn man annimmt, dass im Moment der Bestrahlung die Determination noch nicht abgeschlossen ist; durch die Bestrahlung wird ein Teil der präsumptiven Anlage degenerieren oder wenigstens seine weiteren Entwicklungspotenzen einbüssen. Durch dieses inaktivierte Material kann die Anlage in zwei Teile, von denen jeder noch die Fähigkeit zur Ganzbildung hat, gespalten werden. Wir haben oben gesehen, dass die Bestrahlung quantitativ sehr verschiedene Auswirkung haben kann; es kann bei gleichartiger Bestrahlung ein ganzes Organ oder nur ein kleiner Teil desselben fehlen. So ist es auch denkbar, dass nur sehr kleine Teile des Plasmas betroffen werden, die sich dann gewissermassen als isolierender Keil zwischen die Teile der Anlage schieben.

Weniger leicht erklärlich ist die Entstehung der rein imaginalen Defekte. Man kann zwar auch hier annehmen, dass bestimmte, schon im Ei angelegte rein imaginale Gewebe- oder Plasmabezirke ausgeschaltet oder geschädigt werden, dass also schon in frühen Embryonalstadien gesonderte imaginale Anlagen bestehen, die durch die Ultraviolettstrahlen selektiv getroffen werden können. Diese Imaginalanlagen könnten in kleinen Zellkomplexen, oder vielleicht auch nur in Plasmateilen einer prospektiv larvalen Zelle, bestehen.

Wir müssen nun allerdings noch eine andere Möglichkeit ins Auge fassen. Die imaginalen Anlagen könnten auch als solche noch nicht existieren. An ihrer Stelle würden die prospektiv larvalen Zellen eine Potenz zur späteren Ausbildung einer Imaginalanlage besitzen. Diese Potenz würde dann durch die Ultraviolettstrahlen geschädigt. Die Annahme einer imaginalen Potenz ist deshalb nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, weil gewisse Imaginalanlagen morphologisch-histologisch erst in späten Raupenstadien in Erscheinung treten, so z. B. diejenigen der Beine (vergl. Gonin 1894). Diese entstehen durch Zellteilung aus Hypodermiszellen, die sich in nichts von andern, rein larvalen Hypodermiszellen unterscheiden; sie entstehen also aus Zellen, die zuerst larvale Aufgaben zu erfüllen haben (larvale Häutungsprozesse). Erst spät in der Entwicklung werden diese Zellen, die schon eine Potenz, und zwar eine zur Bildung einer bestimmten Imaginalanlage festgelegte, „determinierte Potenz" enthalten, in imaginaler Entwicklungsrichtung umgestimmt. Dass die Annahme einer imaginalen Potenz in diesem Falle nicht zutreffend ist, kann an Hand des in Abb. 90 dargestellten Defektes nachgewiesen werden. Hier ist ein vollständiges imaginales Bein entstanden, ohne dass larvale Bein-Hypodermiszellen vorhanden waren. Es muss also hier ein Teil der imaginalen Beinanlage abgesprengt worden sein, ohne dass die larvale Beinanlage geschädigt wurde. Wir müssen also zu unserer früheren Annahme zurückkehren, dass nämlich schon in frühembryonalen Stadien neben oder in den larvalen Anlagen auch wirkliche, rein imaginale Anlagen bestehen und während dem ganzen Larvenleben bestehen bleiben.

Die in Abb. 86 dargestellte Hypertrophie eines Maxillarpalpus können wir nicht mit der oben geschilderten Wirkung der Ultraviolettstrahlen erklären. Hier muss im Gegenteil eine abnorm wachstumssteigernde Wirkung angenommen werden, bei der allerdings die Differenzierungsfähigkeit gelitten hat, indem das Endglied nur blasenförmig erweitert ist, nicht aber die zackenförmigen Fortsätze des normalen Maxillarpalpus aufweist.

b) Die Determination im Ei von *Tineola*.

Das Determinationsproblem ist schon bei der Beschreibung der verschiedenen Defekte berührt worden. Es soll hier deshalb zunächst nur ein allgemeiner Überblick gegeben werden.

Die larvalen, die rein imaginalen Defekte und ganz besonders die Doppelbildungen beweisen, dass bei *Tineola* ein larvales und ein imaginales Determinationsgeschehen nebeneinander und verhältnismässig unabhängig von einander ablaufen.

In Abb. 124 sind die wichtigsten Versuchsergebnisse zusammengestellt, und aus dieser Abbildung können wir auch unsere hauptsächlichsten Schlüsse auf das Determinationsgeschehen ziehen.

Die larvale Determination ist keineswegs, wie man früher angenommen hat, bei der Eiablage schon abgeschlossen. Schon Maschlanka (1938) hat im Keimhautblastemstadium von *Ephestia* noch eine gewisse Regulationsfähigkeit der letzten Abdominalsegmente und insbesondere der Kieferregion festgestellt. Letztere besitzt nämlich in sich noch die Fähigkeit zur Ganzbildung; denn nach verschieden tiefen Polbrennungen ist sie entweder noch vollständig vorhanden, oder ihre Bildung unterbleibt ganz.

Für *Tineola* wurde nun nachgewiesen, dass im Keimhautblastemstadium die ganze Keimanlage aus solchen, in sich noch undeterminierten Organregionen oder „Potenzbereichen" besteht. Es sind acht Organregionen vorhanden, die alle in sich noch die Fähigkeit zur Ganzbildung besitzen, nämlich jeweils beiderseits eine Vorderkopf-, eine Kiefer-, eine Thorax- und eine Abdominalregion.

Später, im Blastodermstadium, verlieren diese Organregionen ihre Ganzbildungsfähigkeit. Hingegen wurden für das Blastodermstadium immer noch Regulationsleistungen der letzten drei Abdominalsegmente und der Thoraxbeine nachgewiesen, indem diese nach der Bestrahlung im Blastodermstadium noch doppelt ausgebildet werden können. Auch wurde in diesem Stadium noch ein überzähliges Thoraxsegment erzeugt, sodass angenommen werden darf, dass auch die übrigen, also nicht nur die drei letzten Körpersegmente, noch regulationsfähig, also noch nicht fest determiniert sind.

Im Stadium der Amnionbildung kann die larvale Determination als abgeschlossen betrachtet werden, da hier keinerlei Regulationsleistungen mehr nachweisbar sind. Im Zusammenhang damit häufen sich in diesem Stadium deutlich die larvalen Unterdrückungen.

Die imaginale Determination läuft etwas später

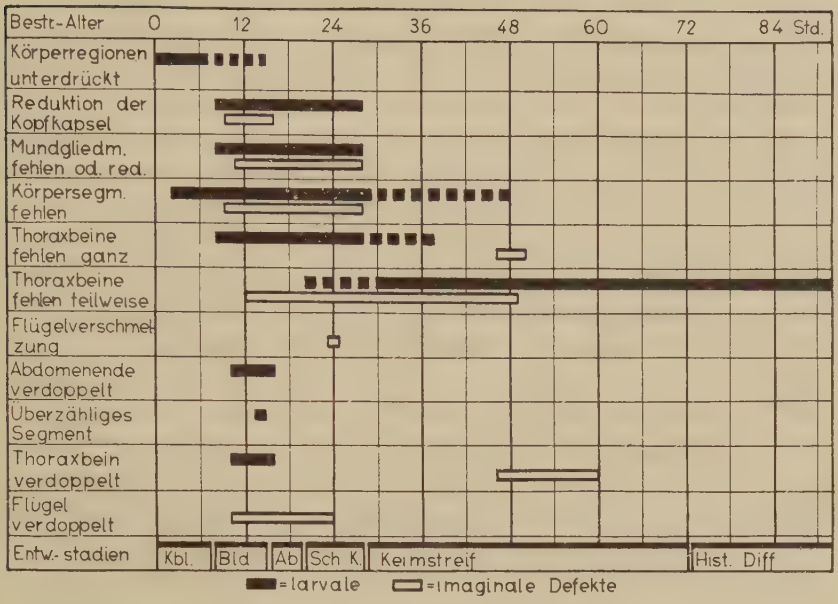


Abb. 124.

Zusammenstellung der häufigsten und interessantesten Defekte.

1) Körperregionen unterdrückt: nur larval, häufig im Keimhautblastemstadium, seltener im Blastodermstadium erzeugt.

2) Reduktion der Kopfkapsel: larval Blastoderm bis schiffchenförmige Keimanlage, imaginal Blastoderm.

3) Einzelne Mundgliedmassen fehlen oder sind reduziert: larval 8–28 Std.

4) Einseitiges oder ganzes Fehlen von Körpersegmenten: larval häufig 2–28 Std., seltener 30–48 Std.; imaginal 9–28 Std.

5) Fehlen der ganzen Thoraxbeine: larval 8–28 Std., seltener 28–38 Std.; imaginal nur 48 Std.

6) Fehlen von Teilen der Thoraxbeine: larval 28–96 Std., seltener 20–28 Std.; imaginal 12–48 Std.

7) Verschmelzung von Vorder- und Hinterflügel: imaginal 24 Std.

8) Verdoppelung des Abdomenendes: nur larval 10–15 Std.

9) Überzähliges Segment einseitig ausgebildet: nur larval 14 Std. Dieser Defekt könnte allerdings zum Teil als rein imaginal aufgefasst werden, sind doch das imaginale Bein und der Flügel rein imaginale Bildungen, da das Segment larval kein Bein aufwies.

10) Verdopplung von Thoraxbeinen: larval 10–16 Std., imaginal 46–60 Std.

11) Verdopplung eines Flügels: imaginal 10–24 Std., wobei auch die Mehrbildung eines Flügelchens im Prothorax berücksichtigt ist.

Kbl. = Keimhautblastem, *Bld.* = Blastoderm, *Ab.* = Amnionbildung, *Sch.K.* = schiffchenförmige Keimanlage, *Hist.Diff.* = histologische Differenzierung.

ab. In Keimhautblastemstadien konnten noch gar keine rein imaginalen Defekte erzielt werden. Möglicherweise werden hier auch die grössten imaginalen Störungen durch Regulationsleistungen behoben.

In späteren Stadien wurden Regulationsleistungen für Flügel und Beine nachgewiesen. Flügel-Mehrbildungen wurden erzielt im Blastodermstadium und im Stadium der schiffchenförmigen Keimanlage, während Bein-Doppelbildungen nach Bestrahlung in mittleren Keimstreifstadien möglich waren. Im Stadium der histologischen Differenzierung ist auch die imaginale Determination der Beine vollzogen; denn durch Bestrahlung in diesem Stadium können auch kleinste Beinteile, etwa die letzten zwei Tarsusglieder ausgeschaltet werden.

Abschiessend stellen wir also fest: imaginal ist die Determination der Flügel im Keimstreifstadium, diejenige der Beine im Stadium der histologischen Differenzierung abgeschlossen. Kurz vor Abschluss der Determination scheint ein besonders sensibles Stadium, ein kritisches Stadium durchlaufen zu werden, in dem es leicht gelingt, durch experimentellen Eingriff Doppelbildungen zu erzeugen.

Nun hat aber Bodenstein (1936–1941) durch experimentellen Eingriff, durch Transplantationen in späten Larvenstadien Doppel- und Dreifachbildungen von Imaginalbeinen bei *Phryganidia californica* erzielen können. Auf Grund dieser Resultate wurde auf eine erst in späten Larvenstadien erfolgende Determination geschlossen. Im Folgenden soll nun der Versuch gemacht werden, die Resultate Bodensteins mit unseren Ergebnissen in Einklang zu bringen. Es erscheint deshalb notwendig, die wichtigsten experimentellen Resultate Bodensteins anzuführen:

Wird einer jüngeren Raupe ein Bein bis auf das erste Glied extirpiert, so wird ein normales, etwas verkürztes Imaginalbein ausgebildet. Wird jedoch das erste Beinglied mitentfernt, so unterbleibt die Bildung des Imaginalbeins. Wenn man nun die beiden distalen Glieder eines Raupen-Vorderbeins vor der Bildung der sichtbaren Imaginalanlage (vergl. Gonin 1894) orthotop-heteronom auf den Stumpf eines Hinterbeins transplantiert, so entwickelt das Transplantat am fremden Ort seine herkunftsgemässe Beinstruktur. Es entsteht ein chimärisches Imaginalbein, dessen Coxa und Femur Hinterbein-, dessen Tibia und Tarsus Vorderbeincharakter haben.

Die präsumptiven imaginalen Beinbildungsmaterialien erstrecken sich also bei der jungen Raupe über das ganze Bein. Das erste Glied allein ist aber imstande, ein ganzes Bein zu bilden. Bodenstein schliesst daraus, dass das Bein in Qualität Vorder-Hinterbein determiniert ist, nicht aber in Qualität Femur-Tibia-Tarsus. Wenn man nun die beiden distalen Gliedchen des Raupenbeins um 180° gedreht auf den Stumpf transplantiert, oder die beiden Endgliedchen der linken und rechten Seite austauscht, so entstehen sehr häufig imaginale Dreifachbildungen. Bei diesen Dreifachbildungen stammt immer ein Ast vom Wirt, die beiden andern Äste aber haben den Charakter des Spenders des Transplantats. Die Verdreifachung betrifft meist den ganzen Tarsus.

Bodenstein erklärt diese Mehrfachbildungen (1937) wie folgt mit der „Zentrenhypothese": „Die Zentrenhypothese besagt, dass zur Zeit der Operation die Anlage in bestimmten Beziehungen noch äquipotent ist, die Teile also noch weitgehend regulationsfähig sind. Durch die Spaltung der Anlage und die Inversion der Teile zu einander ist die Harmonie der Teile nun dergestalt gestört, dass jeder der Teile, der Stumpf und der Transplantatteil, ein neues Determinationszentrum ausbildet, das bestrebt ist, sich zum Ganzen zu regulieren. Das Resultat der Bestrebungen ist beim Stumpf die Neubildung der entfernten distalen Teile, also eines Tarsus, und beim Transplantat die Neubildung von den proximal fehlenden Partien, also einer Tibia und eines Femurs. Da beide Entwicklungszentren sich berühren, könnte an der Übergangszone von einem Zentrum zum andern ein Konflikt zwischen den beiden Zentren bestehen. Dass solch ein Konflikt tatsächlich besteht, ist aus der Tatsache ersichtlich, dass Mehrfachbildungen nur auftreten bei Rotation der anfänglich einheitlichen Anlagenregionen zueinander. Das Resultat dieses Konfliktes ist, dass das Transplantatzentrum, indem es versucht, sich zu ergänzen, vom Stumpfzentrum beeinflusst wird, das versucht, seine inhärenten Entwicklungstendenzen dem Transplantatmaterial aufzudrücken und es zur Formung von Bildungen zu veranlassen, die es selbst leistet. Man kann annehmen, dass das Stumpfzentrum bei unserer Art der Operation stärker organisierende Potenzen als das Transplantatzentrum aufweist, da es materiell grösser ist. Das Stumpfzentrum wird also über das Transplantatzentrum dominieren, wenigstens in der Region, in der beide Zentren zusammenstossen, und dadurch

das Transplantatmaterial veranlassen, die gleiche Ergänzung zu bilden, als es selbst, nämlich Tarsusglieder. Auf diese Weise entsteht dann der dritte Ast unserer Dreifachbildung und es wird verständlich, dass er kein vollständiges Bein darstellt, also nicht das Resultat eines selbständigen Entwicklungszentrums ist. "

Es muss hier noch angefügt werden, dass bei den BODENSTEIN-schen Dreifachbildungen meist ein Transplantatsast ausser dem Tarsus noch zwei rudimentäre Gliedchen aufweist, die als Tibia und Femur gedeutet wurden.

Wir haben nun auf Grund unserer Resultate annehmen müssen, dass die imaginale Beinanlage schon in Embryonalstadien determiniert werde. Danach können die in Larvenstadien erzeugten Dreifachbildungen nicht Regulationsleistungen sein. Wir wissen, dass bei Schmetterlingen Regeneration vorkommt (MEISENHEIMER 1908, PAUL 1937), dass beispielsweise eine extirpierte Flügelimaginalscheibe regeneriert wird, und zwar umso vollständiger, je mehr Zeit der Raupe dazu vor der Verpuppung noch zur Verfügung steht. So wäre es auch denkbar, dass eine Beinimaginalscheibe, die allerdings morphologisch noch nicht erkennbar ist, deren Existenz aber nachgewiesen ist, durch einen der Regeneration analogen Vorgang Mehrleistungen vollbringen könnte. Unter dieser Annahme ist es möglich, die BODENSTEIN'schen Dreifachbildungen mit Hilfe der „Bruchdreifachbildungshypothese" von PRZIBRAM (1921) zu erklären.

Diese Hypothese soll kurz an Hand eines Beispiels dargelegt werden: wenn man die Extremität eines erwachsenen Amphibiums so ausschneidet, dass der Fuss nach der einen Seite überkippt, aber noch schwach an dem Stumpf anhängt, so sind durch den Schnitt zwei Wundflächen geschaffen. Auf jeder dieser Flächen wird sich nun ein Regenerat anlegen, wenn man ihre Verheilung mit einander verhindert. Auf dem Stumpf legt sich ein Regenerat an, das die fehlenden Teile des Restorgans, also den Fuss ersetzt. Der angeschnittene Fuss bildet ebenfalls einen Fuss entsprechend der Querschnittsdetermination der Wundfläche. Auf diese Weise entsteht eine Extremität mit drei Füssen. Voraussetzung für die Anwendung dieser Hypothese ist ein determinierter Organquerschnitt.

Die Schemata in Abb. 125 stellen Querschnitte durch die Raupenbeinchen dar und sollen zeigen, wie in den BODENSTEIN-

schen Versuchen die Imaginalscheiben (schraffiert, in Wirklichkeit nicht zu erkennen) von Wirt und Transplantat auf einander zu liegen kommen.

Bei normal orientierten Transplantaten, die ja keine Mehrfachbildungen ergaben, war es möglich, dass die gleich orientierten Imaginalscheiben von Wirt und Transplantat in feste Verbindung

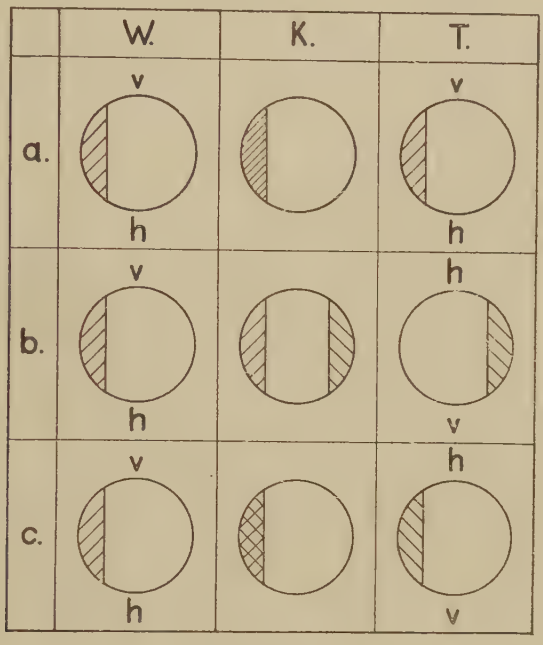


Abb. 125.

Schematische Querschnitte durch die Raupenbeinchen bei Bodenstein's Transplantationsexperimenten. Die Lage der Imaginalscheibe, die in Wirklichkeit nicht zu erkennen ist, ist durch die schraffierte Fläche angegeben *W.* = Wirt, *T.* = Transplantat, *K.* = Kombination von Wirt und Transplantat, *v* = vorn, *h* = hinten.

a) Transplantat normal orientiert. Wirts- und Transplantatsimaginalscheibe sind gleich orientiert und können mit einander in Verbindung treten. Ergebnis: normales, nach heteronomer Transplantation chimärisches Bein.

b) Transplantat um 180° gedreht. Wirts- und Transplantatsimaginalscheibe liegen nicht aufeinander. Ergebnis: Dreifachbildung.

c) Transplantat stammt vom Bein der andern Seite (links-rechts-Austauschserie). Wirts- und Transplantatsimaginalscheibe liegen aufeinander, sind aber entgegengesetzt orientiert. Ergebnis: Dreifachbildung.

treten konnten. Das Argument von BODENSTEIN, dass das in der Links-rechts-Austauschserie, in der die Imaginalscheiben auch auf einander liegen, auch der Fall sein müsste, kann nicht in Betracht gezogen werden; denn hier sind die Imaginalscheiben umgekehrt orientiert. Deshalb ist es bei der Annahme eines determinierten Organquerschnitts unmöglich, dass die beiden Imaginalscheiben mit einander in feste Verbindung treten konnten. Die Imaginalscheibe des Wirts kann also in den Fällen *b* und *c*, ohne durch die Verbindung mit derjenigen des Transplantats gehemmt zu werden, einen vollständigen Tarsus ergänzen. Von der Bruchfläche der Transplantatsimaginalscheibe aus wird nun entsprechend der Querschnittsdetermination der Bruchfläche ein weiterer Tarsus gebildet. Auf diese Weise entsteht ein Imaginalbein mit drei Tarsi, von denen einer Wirtscharakter, die beiden andern aber den Charakter des Transplantatsspenders haben müssen. Tatsächlich ist dies bei den BODENSTEIN'schen Dreifachbildungen der Fall.

Die zwei überzähligen Gliedchen, die oft ein Transplantatsast ausbildet, könnten dadurch entstanden sein, dass bei der Transplantation etwas Tibia- und Femurmaterial mitverpflanzt wurde.

Wir sehen also, dass wir die BODENSTEIN'schen Dreifachbildungen unter Annahme eines determinierten Organquerschnitts mit einer, der Regeneration verwandten Erscheinung erklären können. Die Ergänzung ist nicht eine Regeneration, denn darunter versteht man die Ergänzung eines differenzierten Organs. Sie ist aber auch keine Regulation, denn für ihre Erklärung mussten wir einen determinierten Organquerschnitt annehmen. Wir haben es mit einer Ergänzung von determiniertem, aber noch nicht differenziertem Material zu tun. Wir könnten diese Erscheinung als eine Postregulation bezeichnen.

Anhangsweise sei hier noch erwähnt, dass es HOGE (1915) auch bei *Drosophila* (allerdings bei einer dazu prädisponierten Mutation) gelungen ist, durch experimentellen Eingriff im Larvenstadium imaginale Dreifachbildungen zu erzielen. Für *Drosophila* wurde aber auch von BODENSTEIN (1941) durch fragmentweise Transplantation von Beinimaginalscheiben nachgewiesen, dass die imaginale Determination der Beine schon in Embryonalstadien abgeschlossen wird. HOGE hat nämlich eine Mutation von *Drosophila* isoliert, bei der es möglich war, durch Kältewirkung während der Larvenperiode, in sehr vielen Fällen (bei langer Kälteeinwirkung bis zu 100%)

Doppel- und hauptsächlich Dreifachbildungen der Imaginalbeine zu erzeugen. Diese Mehrfachbildungen wurden schon von PRZIBRAM (1921) als Regenerationsleistungen gedeutet und mit der Bruchdreifachbildungshypothese erklärt.

* * *

Unsere Versuche erlauben uns nun auch, die Stellung der Lepidopteren in der in der Einleitung erwähnten Stufenreihe vom regulativen zum nicht-regulativen Eitypus einer Revision zu unterziehen. Diese Stufenreihe berücksichtigt nur das larvale Determinationsgeschehen.

Wir haben festgestellt, dass die Lepidopteren, auch rein larval, nicht mehr zum Mosaiktypus gerechnet werden dürfen, da noch bis im Blastodermstadium weitgehende Regulationsleistungen vollbracht werden können. Die Lepidopteren sind wohl eher als Übergangsform zu betrachten und als solche in die Nähe der Coleopteren zu stellen. Wie schon in der Einleitung erwähnt, ist es EWEST 1937 gelungen, durch Abtöten von 30% der Eilänge am Hinterpol des Eies von *Tenebrio* eine normale, harmonisch verkleinerte Larve, eine typische Zwergbildung zu erzeugen. Dies gelang aber nur während der kritischen Phase im Stadium der vollendeten Keimanlage. In Keimhautblastemstadien wurde für Coleopteren keine Regulationsfähigkeit nachgewiesen.

Nun haben gewisse Bestrahlungsversuche, die hauptsächlich zur Erkennung der histologischen Veränderungen nach der Bestrahlung durchgeführt wurden, gezeigt, dass es möglich ist, den Keim von *Tineola* im Stadium der vollendeten Keimanlage (Stadium der Amnionbildung) der Länge nach in zwei Teile zu spalten. Diese Eier sind im Stadium der schiffchenförmigen Keimanlage fixiert worden. Die histologische Untersuchung ergab zwei verkleinerte, in ihrer Gesamtform aber ziemlich normal ausgebildete, neben einander liegende Schiffchen (vergl. Abb. 126). Es liess sich aber in diesem Stadium nicht mit Bestimmtheit feststellen, ob es sich wirklich um zwei vollständige Keimanlagen oder nur um eine Längsspaltung, bei der sich die Schnittränder nachträglich in den Dotter eingesenkt haben, handelte, ob es also eine echte Zwillingsbildung oder nur eine Aufspaltung des schon determinierten Materials war.

Die Vermutung liegt aber nahe, dass es sich um eine echte

Doppelbildung handelte, doch bedürfen diese Untersuchungen noch einer Bestätigung; mindestens sollten solche Zwillinge bis zum Keimstreifstadium gezüchtet werden können, in dem dann an Hand der Beine mit Sicherheit festgestellt werden könnte, ob tatsächlich Zwillinge vorliegen.

Sollten sich nun diese vorläufigen Resultate bestätigen, so würde

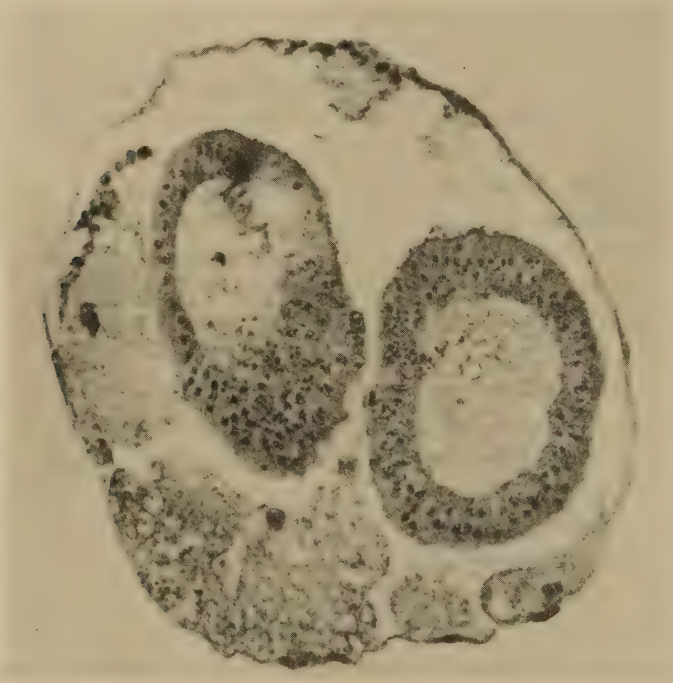


Abb. 126.

Vermutliche Zwillingsbildung. Querschnitt durch ein Ei im Alter von 28 Std. Bei der Bestrahlung mit einer Dosis von 10 Min. im Alter von 16 Std. verlief der Spalt längs über die Ventralseite. Unser Bild zeigt einen Querschnitt durch die hintere Region der beiden schiffchenförmigen Keimanlagen.

sich daraus ergeben, dass auch für *Tineola* das Stadium der vollendeten Keimanlage von besonderer Bedeutung im Determinationsgeschehen wäre und den Charakter einer kritischen Phase haben würde, in der mehr Regulationsleistungen zu erzielen sind als vorher. Hieraus würde sich dann eine interessante Analogie zu den Ergebnissen von Ewest an Coleopteren ergeben. Dann müssten

allerdings die Lepidopteren in der Stufenreihe der Determinationstypen noch weiter gegen den regulativen Typ verschoben werden. Allein wir wollen nicht durch unbestätigte Vermutungen den weiteren bereits geplanten Untersuchungen vorgreifen.

* * *

In bezug auf das imaginale Determinationsgeschehen finden wir eine weitgehende Übereinstimmung mit demjenigen von *Drosophila* (Geigy 1931 *b*), indem auch hier die imaginale Determination noch in Embryonalstadien, von der larvalen Determination gesondert und später als diese abläuft. Das larvale und das imaginale Determinationsgeschehen laufen im Ei von *Tineola* etwas später ab als in demjenigen von *Drosophila*.

Es müsste interessant sein, nun auch Vertreter anderer Insektenordnungen in bezug auf ihre imaginale Determination zu untersuchen, um festzustellen, in welcher Weise sich der Unterschied zwischen Hemimetabolen und Holometabolen in Beziehung auf das Determinationsgeschehen und dessen Doppelnatur äussert; denn die von Geigy (1931 *b*) ausgesprochene Vermutung, dass ein prinzipieller Unterschied bestehe zwischen dem Determinationsgeschehen der hemi- und der holometabolen Insekten, nämlich: kontinuierlicher Ablauf der determinierenden Reaktionsfolge bei den Hemimetabola; Sonderung in larvale und imaginale Determination bei den Holometabola, kann nur bestätigt werden, wenn auch entsprechende Untersuchungen an hemimetabolen Insekten durchgeführt werden.

VIII. ZUSAMMENFASSUNG

1. Durch ultraviolette Eibestrahlung ist es gelungen, bei *Tineola biselliella* rein larvale, larvo-imaginale und rein imaginale Defekte zu erzeugen. Dadurch ist die Existenz spezifisch imaginaler Anlagen im Ei eines Schmetterlings nachgewiesen.

2. Es wurde eine Bestrahlungsmethode ausgearbeitet, mit Hilfe derer genau abgegrenzte Zonen von 1/10 Eilänge auf einer bestimmten Seite des Eies bestrahlt werden konnten. In der Breite konnte

bei der verwendeten Apparatur keine Einschränkung der Bestrahlungsfläche erzielt werden.

3. Die Embryologie, die Larvenentwicklung, die Metamorphose und die Morphologie der Imago werden geschildert, da ohne die Kenntnis derselben die Analyse der Defekte unmöglich ist.

4. Die Untersuchungen über die Empfindlichkeit der verschiedenen Embryonalstadien gegenüber Ultraviolett ergaben drei Empfindlichkeitsmaxima im Alter von 9–10 Stunden (Einwandern der Furchungskerne ins Keimhautblastem), 16 Stunden (Amnionbildung) und 48 Stunden (mittleres Keimstreifstadium). Im Alter von 8–24 Stunden verschiebt sich eine Zone erhöhter Empfindlichkeit gegenüber Ultraviolett im Ei von vorn nach hinten.

5. Im Keimhautblastemstadium wurden larvale Organregionen nachgewiesen, die als solche determiniert sind, in sich aber noch die Fähigkeit zur Ganzbildung besitzen.

6. Im Blastodermstadium wurden larval Doppelbildungen der Abdomenendsegmente und der Thoraxbeine erhalten. Imaginal wurden bereits Regulationsleistungen der Flügel nachgewiesen.

7. Im Stadium der Amnionbildung (vollendete Keimanlage) ist die larvale Determination abgeschlossen. Im Zusammenhang damit wurden viele Unterdrückungen erzielt. Auch rein imaginal traten in diesem Stadium nur Unterdrückungen auf.

8. Im Stadium der schiffchenförmigen Keimanlage wurden larval noch Unterdrückungen, besonders von Körpersegmenten erzeugt. Imaginal wurden auch in diesem Stadium noch Regulationsleistungen der Flügel nachgewiesen.

9. Nach Bestrahlung in Keimstreifstadien entstanden larval wie imaginal fast nur noch Beindefekte, da die embryonalen Beine in diesem Stadium den Ultraviolettstrahlen am meisten ausgesetzt sind. Imaginal konnten drei Beinverdopplungen erzielt werden. Die Determination der Flügel scheint in diesem Stadium bereits abgeschlossen zu sein.

10. Im Stadium der histologischen Differenzierung ist auch die Determination der imaginalen Beine abgeschlossen. Die wichtigsten Defekte sind übersichtsweise in Abb. 124 zusammengestellt worden.

11. Auf Grund der durch lokalisierte Bestrahlungen erzielten Defekte liess sich ein approximatives Anlagemuster in Blastoderm- und Keimanlagestadien rekonstruieren. Die präsumptive Keimanlage hat im Alter von 8 Stunden eine Ausdehnung von 54% der Eilänge. Sie dehnt sich im Alter von 10 Stunden auf eine Länge von 67% aus, um sich dann nochmals vorübergehend auf 50% zusammenzuziehen. Sodann erfolgt ein kontinuierliches Längenwachstum.

12. Es hat sich gezeigt, dass auch bei *Tineola* eine gesonderte imaginale Determination abläuft, die etwas später als die larvale, aber immer noch in verhältnismässig jungen Embryonalstadien ihren Abschluss findet.

IX. LITERATURVERZEICHNIS

1935. Bodenstein, D. *Beintransplantationen an Lepidopterenraupen. III. Zur Analyse der Entwicklungspotenzen der Schmetterlingsbeine.* Arch. Entw.mech., 133.

1936. —— *Das Determinationsgeschehen bei Insekten mit Ausschluss der frühembryonalen Entwicklung.* Ergebn. Biol., 13.

1937. —— *Beintransplantationen an Lepidopterenraupen. IV. Zur Analyse experimentell erzeugter Bein-Mehrfachbildungen.* Arch. Entw.mech., 136.

1941. —— *Investigations on the problem of metamorphosis. VIII. Studies on leg determination in insects.* J. exp. Zool., 87.

1938. DuBois, A.-M. *La détermination de l'ébauche embryonnaire chez Sialis lutaria L. (Megaloptera).* Rev. suisse Zool., 45.

1937. Ewest, A. *Struktur und erste Differenzierung im Ei des Mehlkäfers Tenebrio molitor.* Arch. Entw.mech., 135.

1931*a*. Geigy, R. *Action de l'ultra-violet sur le pôle germinal dans l'œuf de Drosophila melanogaster (castration et mutabilité).* Rev. suisse Zool., 38.

1931*b*. —— *Erzeugung rein imaginaler Defekte durch ultraviolette Eibestrahlung bei Drosophila melanogaster.* Arch. Entw.mech., 125.

1941. —— *Die Metamorphose als Folge gewebsspezifischer Determination.* Rev. suisse Zool., 48.

1942. Geigy, R. und Lüscher, M. *Imaginale Bein-Doppelbildungen nach Ultraviolett-Bestrahlung von Schmetterlingseiern (Tineola biselliella Hum.).* Rev. suisse Zool., 49.

1940. —— und Zinkernagel, R. *Beobachtungen beim Aufbau einer technischen Grosszucht der Kleidermotte (Tineola biselliella).* Mitt. Schweiz. ent. Ges., 18.

1894. Gonin, J. *Recherches sur la métamorphose des Lépidoptères.* Bull. Soc. vaudoise Sc. nat., 30.

1908. Hegner, R. W. *Effects of removing the germ-cell determinants from the eggs of some Chrysomelid beetles.* Biol. Bull. Wood's Hole, 16.

1911. —— *Experiments with Chrysomelid beetles.* J. Morphol., 20.

1915. Hoge, M. A. *The influence of temperature on the development of a Mendelian character.* J. exp. Zool., 18.

1936. Howland, R. B. und Sonnenblick, B. P. *Experimental studies on the development in Drosophila melanogaster.* II. *Regulation in the early egg.* J. exp. Zool., 73.

1934. Krause, G. *Analyse erster Differenzierungsprozesse im Keim der Gewächshausheuschrecke durch künstlich erzeugte Zwillings-, Doppel- und Mehrfachbildungen.* Arch. Entw.mech., 132.

1939. —— *Die Eitypen der Insekten.* Biol. Zbl., 59.

1940. Lotmar, R. *Das Mitteldarmepithel der Raupe von Tineola biselliella (Kleidermotte), insbesondere sein Verhalten während den Häutungen.* Anhang: *Tineola biselliella als Wirtstier einer Mikrosporidie (Gattung Nosema ?).* Mitt. Schweiz. ent. Ges.,18.

1941. —— *Über eine Mikrosporidieninfektion (Gattung Nosema) bei der Kleidermotte Tineola biselliella.* Mitt. Schweiz. ent. Ges., 18.

1938. Maschlanka, H. *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen am Ei der Mehlmotte, Ephestia kuehniella.* Arch. Entw.mech., 137.

1908. Meisenheimer, J. *Über Flügelregeneration bei Schmetterlingen.* Zool. Anz., 33.

1938. Müller, K. *Histologische Untersuchungen über den Entwicklungsbeginn bei einem Kleinschmetterling (Plodia interpunctella).* Z. wiss. Zool., 151.

1937. Paul, H. *Transplantation und Regeneration der Flügel zur Untersuchung ihrer Formbildung bei einem Schmetterling mit Geschlechtsdimorphismus Orgyia antiqua L.* Arch. Entw.mech.,136.

1927. Pauli, M. E. *Die Entwicklung geschnürter und zentrifugierter Eier von Calliphora erythrocephala und Musca domestica.* Z. wiss. Zool., 129.

1921. Przibram, H. *Die Bruchdreifachbildung im Tierreiche.* Arch. Entw.mech., 125.

1925. Reith, F. *Die Entwicklung des Musca-Eies nach Ausschaltung verschiedener Eibereiche.* Z. wiss. Zool., 126.

1931. —— *Versuche über die Determination der Keimesanlage bei Camponotus ligniperda.* Z. wiss. Zool., 139.

1934. Schnetter, M. *Physiologische Untersuchungen über das Differenzierungszentrum in der Embryonalentwicklung der Honigbiene.* Arch. Entw.mech., 131.

1931. Sehl, A. *Furchung und Bildung der Keimanlage bei der Mehlmotte, Ephestia kuehniella.* Z. Morphol. Ökol., 20.

1924. Seidel, F. *Die Geschlechtsorgane in der embryonalen Entwicklung von Pyrrhocoris apterus.* Z. Morphol. Ökol., 1.

1932. —— *Die Potenzen der Furchungskerne im Libellenei und ihre Rolle bei der Aktivierung des Bildungszentrums.* Arch. Entw.-mech., 126.

1934. —— *Das Differenzierungszentrum im Libellenkeim.* I. *Die dynamischen Voraussetzungen der Determination und Regulation.* Arch. Entw.mech., 131.

1935. —— *Der Anlagenplan im Libellenei, zugleich eine Untersuchung über die allgemeinen Bedingungen für defekte Entwicklung und Regulation bei dotterreichen Eiern.* Arch. Entw.mech., 132.

1936. —— *Entwicklungsphysiologie des Insektenkeims.* Verh. Dtsch. Zool. Ges., 38.

1940. ——, Bock, E. und Krause, G. *Die Organisation des Insekteneies.* Naturw. Berlin, 28.

1938. Seitz, E. O. *Messungen an Höhensonnen.* „Das Licht", 8.

1939. —— *Messungen an Höhensonnen.* „Das Licht", 9.

1922. Titschack, E. *Beiträge zu einer Monographie der Kleidermotte, Tineola biselliella.* Z. techn. Biol., 10.

1912. Tschachotin, S. *Die mikroskopische Strahlenstichmethode.* Biol. Zbl., 33.